АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

ТОМ XXIV ВЫП. 2
VOLUME FASC.

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1945

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ FONDÉ PAR A. N. SEWERTZOFF

ВЫПУСК 2 ТОМ XXIV 1945

Адрес редакции: Москва, 9, ул. Герцена, 6, Институт зоологии Московского ордена Ленина Государственного университета им. М. В. Ломоносова, редакция Зоологического журнала

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIV 1945 ВЫП. 2

О БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ВОДОЕМОВ

(По поводу теории В. И. Жадина)

В. А. ВОДЯНИЦКИЙ

Ростовский государственный университет

Проблема биологической продуктивности водоемов, по единодушному мнению многих выдающихся ученых, является сейчас центральной проблемой гидробиологии. Большинство советских гидробиологов в большей или меньшей степени отдало дань этой области исследования, а многие внесли свою лепту в ее теоретическое рассмотрение. Сама постановка проблемы, ее цели и методы послужили предметом оживленной дискуссии, которая нашла место на страницах Зоологического журнала.

На некоторых водоемах нашей страны изучение вопросов продуктивности приобрело весьма широкий и разносторонний характер, особенно на Баренцовом, Азовском, Каспийском и Аральском морях и на водохранилищах в Европейской части Союза. При этих обстоятельствах высказывания по данному вопросу такого выдающегося гидробиолога и знатока фауны пресных вод, как В. И. Жадин, представляют первостепенный интерес.

В его большой книге «Фауна рек и водохранилищ» (Труды Зоологического института АН СССР, 1940) заключительная глава XII носит название «Теория биологической продуктивности водоемов».

Попытаемся беспристрастно рассмотреть основные положения теории В. И. Жадина.

В. И. Жадин не задерживает читателя изложением общего состояния рассматриваемой проблемы, ее спорных и нерешенных вопросов, а приступает прямо к изложению своих взглядов по существу вопроса, сложившихся, как он сам говорит, на основе исследования зообентоса.

Количественное развитие зообентоса, указывает В. И. Жадин, зависит прежде всего от характера накопления пищевых веществ или, как выражается Жадин, «органических веществ». Жадин констатирует, что при наличии благоприятных условий питания зообентос дает большие показатели количественного развития. Однако избыток пищи вызывает противоположный результат, так как «органические вещества», разлагаясь, поглощают кислород и выделяют вредные газы, что в конце концов приводит к полному подавлению животной жизни. Это вредное воздействие избыточного накопления пищевых веществ ограничивается или вовсе устраняется в том случае, если гидрологические условия водоема не допускают создания застойного режима и обеспечивают как вынос продуктов разложения, так и доставку новых запасов органических веществ и кислорода.

Для описательной характеристики этих явлений В. И. Жадин применяет терминологию, взятую из учения об образовании речных нано-

сов, отчасти употреблявшуюся и ранее некоторыми гидробиологами (Россолимо), но в значительной степени ее детализирует.

В. И. Жадин говорит об «аккумуляции», которая может быть «перманентной», «транзитной», «спорадической» и т. д. Рассматривая проблему с этой точки зрения, Жадин в основном имеет в виду внешнюю сторону процесса, оперируя с «органическими веществами», как с объектом, судьба которого заключается прежде всего в передвижении из одного места бассейна в другое, где, наконец, это вещество или аккумулируется или поедается донными организмами.

Под термином «органические вещества» автор в сущности подразумевает оформленные частицы органического происхождения, т. е. органический детрит.

Изложенные основные положения Жадина, повидимому, совершенно правильны и, насколько мы можем судить, они не содержат ничего существенно нового ни по констатируемым фактам, ни по их истолкованию.

Исчезновение животного населения в областях «гипераккумуляции» вызывается, конечно, не самым избыточным количеством питательных веществ, а сопутствующими ему явлениями, как то: исчезновение кислорода, выделение различных газов, накопление гуминовых веществ. Казалось бы, что с точки зрения комплексного гидробиологического изучения проблемы вопрос заключается не столько в аккумуляции органических веществ, как таковых, сколько в общем ходе биохимических превращений органических остатков на фоне гидрологического режима водоема, точнее — характера циркуляции его водной массы. Эту мысль по отношению к общим проявлениям основных биохимических процессов в Черном море отлично выразил Н. И. Чигирин, который разделил водную массу Черного моря на окислительную и восстановительную зоны. В более широком масштабе эту идею развил Л. А. Зенкевич в своей статье об аэрации придонных слоев. Та же по существу мысль с биологической точки зрения заключается в делении водной массы озера на эпилимнион и гиполимнион и в делении водной массы океана на тропосферу и стратосферу. Все эти деления имеют одну и ту же основу: с одной стороны, мы находим часть водоема с хорошо подвижной и хорошо аэрируемой водой, с другой стороны — с менее подвижной и менее аэрируемой. Подвижность водной массы обеспечивает как перенос и распределение питательных частиц и образующихся из них веществ, так и аэрацию, необходимую для существования донных животных, лишь немногие из которых могут находиться на границе дефицита кислорода.

Клебс (1896), рассматривая условия существования реофильных организмов, наряду с влиянием равномерной и более низкой температуры и механического трения, отмечает также значение постоянного притока новых количеств газов и питательных солей и быстрого удаления веществ, выделяемых мертвыми и живыми организмами, т. е. ясно указывает на гидрологические предпосылки условий «транзитной аккумуляции» (по терминологии В. И. Жадина). Этот вопрос был широко рассмотрен П. П. Ширшовым (1930) в работе о водорослях днепровских порогов.

Общие условия существования придонных животных речного течения превосходно отражены в работе Е. С. Неизвестновой-Жадиной и С. М. Ляхова («Динамика донных биоценозов р. Оки в связи с динамикой гидрологических факторов», Труды Зоологического института АН СССР, VII, 1941). Условия снабжения пищей авторы рассматривают в правильном и неотъемлемом сочетании с другими факторами.

В истории гидробиологии была сделана попытка выразить продуктивность водоема количественным отношением рыбной продукции к

запасам донной пищи. Это — известный F/B — коэфициент Альма. Применение этого коэфициента показало, что при одной и той же продуктивности степень использования рыбами именно донной фауны может быть весьма различной, т. е. само наличие того или иного количества пищи еще не определяет степень ее использования. Это положение верно и для всех других звеньев «пищевых цепей».

Первоначальное «количественное» изучение жизни в водоемах, которое ограничивалось подсчетом организмов на единицу объема воды или поверхности дна, стало превращаться в учение о продуктивности водоемов лишь после того, как исследования были направлены на выяснение динамики биогенных веществ, пищевые связи организмов и динамику биоценозов. Пути превращений биогенных веществ оказались очень сложными, зависящими от общего гидрологического режима водоемов и протекающими при участии многих групп организмов.

Учение о биологической продуктивности водоемов по своему содержанию и методам принципиально не отличается от учения о плодородии почв, но сложнее последнего по причине подвижности водной среды и большей сложности пищевых взаимоотношений водных организмов. Сама гидробиология по многообразию комплексного применения методов и параллельного изучения среды и ее обитателей сходна с почвоведением. Однако едва ли почвоведы, агрономы и физиологи растений удовлетворились бы в качестве теории плодородия почв общим положением, что на почвах с достаточно обеспеченной циркуляцией веществ наблюдается хорошо развитый растительный покров, а на почвах с застойными процессами происходит угнетение роста растений. Задача гидробиолога между тем еще более трудна и сложна, чем задача почвоведа, так как почвовед имеет возможность оперировать с весьма малыми участками земной поверхности, в то время как гидробиологу для выяснения судьбы питательных веществ приходится иметь дело с целыми бассейнами, вплоть до мирового океана.

«Питательные вещества» могут находиться в водоемах, вообще говоря, в трех формах: 1) в виде оформленных частей организмов или же самых организмов — живых или отмерших; 2) в форме продуктов распада этих частиц и организмов, именно в виде «органических веществ», которые первоначально могут быть нерастворимы в воде, а в дальнейшем делаются растворимыми; 3) в виде нацело минерализированных веществ, как соли азотной кислоты, фосфорной кислоты и т. д. Основными потребителями первой группы пищевых продуктов являются животные, второй группы — бактерии и вообще сапрофиты, третьей — бактерии и зеленые растения.

Теория В. И. Жадина исходит из рассмотрения условий питания животного бентоса первой группой питательных продуктов, но он считает, что ту же идею «аккумуляции» можно применить и развить и по отношению к другим группам организмов и другим исходным питательным продуктам. Перенакопление пищевых продуктов в условиях «перманентной аккумуляции» приводит к тому, что известно под названием заморов. Расшифровывая мысль В. И. Жадина, можно сказать, что степень развития животного бентоса зависит от благоприятного сочетания условий питания (достаточно обильного поступления пищи) и условий дыхания (наличия определенных количеств свободного кислорода). Это благоприятное сочетание условий наблюдается при наличии «транзитной аккумуляции», т. е. там, где нет застойной воды. Если раньше мы употребляли термины «стагнирующие воды», «заморы», с одной стороны, и «циркуляция водной массы», «цикл биогенных веществ» — с другой, то В. И. Жадин характеризует эти явления терминами «перманентная аккумуляция», «транзитная аккумуляция». Может быть, эта терминология яснее и точнее, но по существу, в смы-

сле теоретического освещения процессов продуцирования живого вещества в водоемах, она, повидимому, не содержит ничего отличного от прежнего понимания этих процессов. Сам В. И. Жадин считает, что его теория весьма близка к взглядам Грана и Гарвея. К этим двум именам можно было бы прибавить десятки других имен русских и иностранных исследователей, положивших в основу изучения режима биогенных веществ и продуктивности водоемов идею о циркуляции веществ в зависимости от гидрологических процессов.

По отношению к зообентосу значение циркуляции водной массы в последнее время блестяще показал Дефант для явления, названного им «полярным фронтом», т. е. для той мощной вспышки количественного развития жизни, которая наблюдается на стыке теплых вод Атлантического океана и холодных вод Полярного бассейна. На этой линии происходит энергичный подъем биогенных веществ из глубин моря к поверхности с одновременным усилением аэрации придонных слоев и усилением седиментации отмирающего планктона, частично не выдерживающего смен температуры. Эта идея была с большим успехом развита и применена для наших водоемов Зенкевичем и другими исследователями. Основную идею о значении циркуляции водной массы для количественного развития жизни в море высказал Наттерер еще в прошлом веке на основе изучения распределения фауны в Средиземном море.

Существенным моментом теории В. И. Жадина является его учение о «биоэкологической обеспеченности». Под этим термином он понимает наличие в данном биотопе или водоеме такого комплекса организмов, который может наилучшим образом использовать имеющиеся жизненные условия. Содержание этого термина, повидимому, соответствует тому, что понимается обычно под видовой насыщенностью биоценоза.

В. И. Жадин считает, что, в частности, русские реки далеко не насыщены фауной, что является гибельным наследием ледникового времени. Несомненно, что один комплекс организмов или даже какой-либо определенный вид животного может использовать ту или иную экологическую нишу более успешно, чем другой комплекс или вид. Именно поэтому рыбоводы предпочитают сажать в пруды сазана, а не карася или линя.

Вообще не следует думать, что расширение видом своего ареала обязательно зависит от наличия свободных ниш. В. И. Жадин приводит для примера бурное распространение в Каспийском море за последнее время нового поселенца — черноморского двустворчатого моллюска — Mytilaster, но уже имеются сведения, что одновременно вытесняется из верхних горизонтов дна Каспийского моря его древний обитатель — моллюск Dreissena. Другое дело, что поселение новых видов, как кефали или креветки, в том же Каспийском море может оказаться экономически выгодным для человека. Едва ли кто-нибудь решится утверждать, что внедрение во внеевропейские страны многих европейских видов животных и растений обязательно означает, что последние обнаружили незанятые экологические ниши. Напротив, в ряде случаев достоверно известно, что новые поселенцы вытеснили аборигенов. Однако не будем возражать в принципе против понятия «биоэкологической обеспеченности», так как теоретически, конечно, возможен и такой случай, когда водоем действительно может принять дополнительно к уже в нем существующим еще некоторое количество обитателей. Но можно ли думать, что увеличение числа видов будет обязательно сопровождаться и увеличением продуцирования живого вещества.

Сам В. И. Жадин, детализируя свою теорию, констатирует, что чис-

ло видов и интенсивность продуцирования не при всех обстоятельствах совпадают. Более того, хорошо известно, что весьма богатые видами тропические моря (и Средиземное море также) отличаются слабой продуктивностью, а умеренно-холодные моря, при менее разнообразной фауне, дают гораздо более высокую продукцию. Хорошо известно, что наиболее высокие величины биомассы дают монотонные биоценозы с подавляющим преобладанием одного-двух видов. Здесь имеют место, повидимому, уже чисто биологические моменты — резкое преобладание тех видов, которые наилучше приспособлены к данным специфическим условиям, при вытеснении других, экологически менее пластичных конкурентов.

Л. А. Зенкевич указал, что в каждом из наших морей количественно резко преобладают немногие виды. Для бентоса Черного моря можно отметить, что его биомасса в основном составляется примерно пятью видами (филлофора, цистозира, зостера, фазеолина, мидия), причем каждый из этих видов резко преобладает в соответствующем биоценозе. Это же явление отмечено К. А. Бродским для горных потоков Средней Азии, где в условиях быстрых течений наблюдаются сплошные поселения одного или немногих видов. Толкование подобных фактов, т. е. наличия значительной биомассы при небольшом числе видов, составляет существенную и весьма интересную часть теории В. И. Жадина.

Во многих местах текста В. И. Жадин указывает, что тем сопутствующим фактором, который вызывает изменение видового состава биоценоза в условиях повышающегося накопления «органических веществ», является ухудшение газового режима водоема вследствие разложения органических веществ.

Несомненно, что в ряде случаев это действительно бывает именно так, т. е. происходит устранение видов, требующих значительных количеств кислорода. Но во многих других случаях причиной являются иные факторы. Например, в том случае, который приводит сам В. И. Жадин в подтверждение своей теории, именно в случае «полярного фронта»,— не только не наблюдается ухудшения условий дыхания (как во всей толще воды, так и у дна), но, напротив, имеется увеличение количества растворенного в воде кислорода в результате резко увеличивающейся вертикальной циркуляции вод на стыке теплых и холодных течений. Фактором, ограничивающим в этих условиях развитие некоторых видов, но не мешающим массовому развитию других видов, является колебание температурных условий, вызывающее усиленное отмирание некоторых планктонных организмов, трупы которых, падая на дно, и служат пищей донных животных. Можно привести другой случай, когда фактором, понижающим «биологическую обеспеченность» при одновременном возрастании биомассы, является колебание солености. В Черном море, против устья Днепро-Бугского лимана, имеется хорошо известная ракушечная отмель, представляющая сплошное поселение мидий, где экземпляры молюсков этого вида примыкают почти сплошь один к другому. Условия существования этого поселения определяются двумя основными моментами: речной планктон, выносимый в море, быстро отмирает и, падая на дно, дает богатую пищу донным животным; в то же время резкие смены солености воды ограничивают возможность существования большинства морских видов, но не вредят некоторым, в первую очередь мидиям. Если бы в данном пункте не было воздействия пресных вод, то преобладающее развитие получил бы биоценоз устричного ракушечника. В условиях горного потока фактором, ограничивающим «биоэкологическую обеспеченность», но не мешающим развитию немногих видов, является механический момент — крайняя скорость течения.

Таким образом, любой экологический фактор, отнюдь не являющийся следствием аккумуляции органических веществ, может быть причиной уменьшения видового состава биоценоза при одновременном возрастании биомассы других видов. Изменение видового состава под воздействием разложения органических остатков является хотя и распространенным, но все же лишь частичным случаем более общего явления, которое зависит от совокупности всех условий циркуляции водной массы. Да и можно ли с чисто логической точки зрения говорить об уменьшении «биоэкологической обеспеченности» (а не просто об уменьшении видового состава), если при данных конкретных условиях общее количественное развитие организмов повышается?

В. И. Жадин кратко формулирует свою теорию следующими словами: «биологическая продуктивность есть функция аккумуляции и биологической обеспеченности». Если выразить эту мысль в общепринятых терминах, то ее можно передать в такой форме: «биологическая продуктивность есть функция условий питания и дыхания, и видовой насыщенности биоценоза». Не впадаем ли мы здесь в трюизм и можем ли мы за этой общей формулировкой усмотреть какое-либо новое теоретическое освещение процессов продуцирования в водоемах?

Этой формулировкой В. И. Жадин желает выразить то, что изображено на его графике, где показана зависимость изменения продуктивности от «аккумуляции» и «биологической обеспеченности». Этот график несомненно интересен, как всякая попытка схематического изображения сложного явления. Он показывает весьма наглядно, что максимальная продуктивность достигается в условиях повышенной «аккумуляции» и понижающегося видового состава. Нам кажется, что график удачно выражает соотношение некоторых процессов в определенных случаях и что он войдет в качестве рабочей схемы в обиход гидробиологии. Но нужно прямо сказать, что некоторые кардинальные факты гидробиологии не согласуются с основной идеей В. И. Жадина о том, что именно повышение количества «органических веществ» является обязательной причиной уменьшения видового состава. Мы не имеем никаких оснований, чтобы объяснять именно таким образом уменьшение количества видов в умеренно-холодных частях океана по сравнению с теплыми его частями, при одновременном повышении продуктивности первых.

Почему же могло случиться, что график В. И. Жадина содержателен и, быть может, справедлив, а попытка передать смысл этого графика словами кажется нам неудачной? Потому, что график по прямому смыслу всего текста В. И. Жадина касается частного случая (влияния изменения газового режима в результате разложения органических остатков), а словесная формулировка пытается дать общую теорию продуктивности. В результате этого несоответствия ограниченного исходного материала и общего заключения получилось, что последнее констатирует лишь то, что количественное развитие организмов зависит от внешних условий и видового состава, т. е. никакой конкретной теории не дает.

Положительное содержание в изложении В. И. Жадина заключено не в этой общей формулировке, а в более детальной, соответствующей графику и рассматриваемому конкретному материалу. Эта формулировка, вытекающая из большого личного опыта В. И. Жадина, представляет несомненный интерес. Приведем ее: «Построенная нами диаграмма вскрывает основное правило продуктивности донной фауны водоемов, которое в приложении к любым водоемам может быть сформулировано следующим образом.

При умеренной аккумуляции органических веществ, способствующей расширению биоэкологической обеспеченности биоценоза, происхо-

дит возрастание биологической продуктивности вследствие вовлечения в процесс продуцирования большего количества экологически разносторонних элементов; при некотором увеличении степени аккумуляции, влекущем за собой уже уменьшение биоэкологической обеспеченности, возрастание биологической продуктивности продолжатеся, но происходит за счет повышения интенсивности роста или размножения отдельных компонентов биоценоза; при переходе же степени аккумуляции через некоторую критическую точку, обусловливающую дальнейшее уменьшение биоэкологической обеспеченности, следует понижение биологической продуктивности, доходящей в случае гипераккумуляции до нуля».

В результате рассмотрения вопроса мы должны притти к заключению, что хотя общая теория биологической продуктивности водоемов и не получила в изложении В. И. Жадина существенного развития и нового идейного содержания, но в применении к конкретному кругу вопросов В. И. Жадин достиг некоторого уточнения формулировок и детализации терминологии.

В. И. Жадин дает схематическую таблицу, в которой сопоставлена его система различных видов «аккумуляции» с системой типов озер Тиннемана — Наумана и с системой сапробных зон Кольквица — Марсона. Из этой схемы видно, что все эти три системы ничем по существу не отличаются друг от друга и любая из них может быть применена к тому или иному конкретному случаю. Однако терминология В. И. Жадина допускает более детальную характеристику некоторых сторон трофических условий и позволяет выразить в коротких словах то, что ранее выражалось в более распространительных выражениях. В этом, повидимому, и заключаются главная сила и значение предложений В. И. Жадина.

Справедливость требует отметить, что ни Кольквиц и Марсон со своей системой сапробных зон, ни Тиннеман и Науман с типами озер не претендовали на то, что предложенные им схемы являются одновременно и теориями продуктивности, да этого и не могло быть в определенные прошлые моменты развития гидробиологии. Эти три схемы характеризуют три этапа в развитии гидробиологического исследования: схема Кольквица и Марсона рассматривает количество органических примесей в воде, система Тиннеман и Наумана пытается уловить качественные различия водоемов в зависимости от количества питательных веществ, система Жадина стремится внести, в дополнение к предыдущим схемам, характеристику динамического состояния органических примесей. С принципиальной точки зрения все эти три схемы одинаково односторонни, так как касаются только трофических условий, причем схема В. И. Жадина, являясь шагом вперед, быть может даже наиболее одностороння. Элемент «динамичности», присущий теории В. И. Жадина, довольно ограничен. В. И. Жадин пристально рассматривает различные формы перемещения органических веществ, но совершенно оставляет в стороне вопрос о превращениях этих самых веществ, а без этого не может сложиться никакая общая теория биологической продуктивности.

В. И. Жадин интересуется лишь побочным результатом химических изменений органических веществ, поглощением кислорода. Он оговаривается, что рассматривает проблему с точки зрения питания животного бентоса, что же касается других сторон жизнедеятельности в водоеме, то его идею, как он говорит, можно приложить и развить в любом случае. Между тем даже и в составе зообентоса мы имеем обширную группу организмов, которые питаются непосредственно живыми растениями, произрастание которых и «аккумуляция» ими орга-

нических веществ вызывают обогащение, а не обеднение водоема кислородом.

Для компонентов зоопланктона, питающегося фитопланктоном, аккумуляция пищи также сопровождается улучшением условий дыхания. Даже после массового развития фитопланктона — «гипераккумуляции» («цветение») — и его частичного отмирания заморы являются далеко необязательными, хотя и нередкими (большей частью в придонных слоях).

Достижение максимального сезонного развития планктона обычно сопровождается уменьшением, а не увеличением количества растворенных питательных веществ, а в момент «цветения» последние зачастую бывают исчерпаны почти нацело. Последующее отмирание организмов может происходить как вследствие недостатка пищи, так и вследствие других моментов, например окончания сезонного цикла развития определенных организмов или наступления новых условий освещения и температуры. Таким образом, в данном случае момент достижения максимальной продукции приходится на период уменьшения, а не увеличения запаса питательных веществ. Вообще говоря, перенакопление «гипераккумуляция», фосфатов и нитратов, как фактор, ограничивающий развитие фитопланктона или донной растительности, является случаем почти невероятным.

В статье «Проблема реконструкции фауны Волги и Каспия...» (Труды Зоологического института АН СССР, VII, вып. I, 1941) В. И. Жадин снова возвращается к обоснованию своей теории. Если в первой работе Жадин прямо указывает на значение разложения «органических веществ» при гипераккумуляции, то во второй статье он доводит свои взгляды до крайнего предела и совсем отказывается от гидрохимического и гидрологического факторов. В. И. Жадин говорит, что с первого взгляда может казаться, что его теория совпадает со взглядами Л. А. Зенкевича на значение вентиляции придонных слоев, но это, якобы, не так, потому что пример, приводимый Зенкевичем,— бедность донной фауны некоторых участков Белого моря — не подтвержден последующими гидрологическими исследованиями, обнаружившими у дна Белого моря достаточное количество кислорода.

Но в чем же тут можно видеть доказательство именно теории В. И. Жадина. Ведь ни пониженное, ни повышенное количество питательных веществ в тех же местах еще не обнаружено. Сам В. И. Жадин предполагает, что в этих местах имеется дефицит питательных веществ. Пусть даже и так, но этот локальный дефицит может быть следствием каких-то особенностей циркуляции вод. Да, наконец, слабое развитие животной жизни по причине недостатка пищи — факт настолько элементарный, что едва ли и нуждается в каком-либо особом теоретическом обосновании.

Далее В. И. Жадин возражает Горскому, который считает, что проникновение животных на бóльшие глубины в Каспийском море, чем в Черном, обусловливается тем, что в первом свободный кислород имеется на бóльших глубинах, чем во втором. В. И. Жадин считает, что причину нужно искать в том, что в Каспийском море на соответствующей глубине имеется меньшая аккумуляция питательных веществ. Но именно потому в Каспийском море и имеется на этих глубинах свободный кислород, что, с одной стороны, поступают не слишком большие количества разлагающихся веществ, а с другой — происходит достаточная циркуляция водной массы, в результате чего имеется постоянное и достаточное возобновление запасов свободного кислорода, Если бы не было циркуляции воды, то свободный кислород исчез бы, органические вещества, темп и пути разложения которых изменились

бы, стали бы накапливаться, и в результате животная жизнь сделалась бы невозможной.

Таким образом, нужно учитывать не один изолированный фактор, а всю их совокупность в конкретных условиях. Накопление в водоеме органических веществ и растениями и животными есть одна из внешних форм проявления процессов жизнедеятельности всего населения водоема на фоне всех условий последнего. Поиски среди этих условий «ведущего фактора» не должны даже с чисто методологической точки зрения сводиться к возведению одного из этих факторов в роль абсолютного гегемона.

Уже давно признано, что в гидробиологии, как и в агрономии, правильнее исходить из принципа Митчерлиха о совокупном действии факторов, а не только из предшествующего учения Либиха о факторе минимуме. Это учение Либиха В. И. Жадин видоизменил в учение о факторе «минимуме-максимуме» (так называемая «гипераккумуляция» так же плохо действует, как и «дисперсия» питательных веществ); принципиально его теория есть логическое развитие учения Либиха, хотя сам В. И. Жадин говорит о том, что, по его мнению [нужно сказать, что эта точка зрения, развитая С. А. Зерновым (1934), является общепринятой], в гидробиологии следует применять и развивать точку зрения Митчерлиха.

Может быть, русские гидробиологи имеют в этом отношении возможность ссылаться на еще более глубокие научно-исторические корни, так как основа этого учения была давно заложена в трудах Докучаева и Вильямса в области почвоведения. Нужно, правда, иметь в виду, что ведущий фактор В. И. Жадина — формы накопления пищевых веществ — является не первичным внешним фактором, а вторичным, сложным производным; но и в таком виде он действует не самостоятельно, а в конкретной совокупности факторов. Вторая составная часть теории В. И. Жадина — «биоэкологическая обеспеченность» — не может рассматриваться как «другой» фактор, так как по сути дела конкретный видовой состав есть не фактор, а сама действующая основа, подвергающаяся влиянию факторов и производящая определенную продукцию. Фактически приходится иметь дело именно с данными о конкретном видовом составе, а не с гипотетической «обеспеченностью», которая может быть установлена только в результате эксперимента.

Рассмотрение теории В. И. Жадина приводит нас к выводу, что эта теория является определенным этапом поисков закономерности биологической продуктивности и путей управления ею, но не вносит значительных изменений в существующие о ней представления, а в некоторых отношениях, быть может, даже излишне ограничивает последние.

Не следует становиться на путь схематического упрощения вопроса даже и в том случае, если в некоторых конкретных случаях выводы будут соответствовать действительности — этого еще недостаточно для научной теории. Правильный научный путь к познанию продуктивности водоемов В. И. Жадин сам указывает в своей книге — это путь конкретного монографического изучения биологии руководящих массовых видов.

ON THE BIOLOGICAL PRODUCTIVITY OF INLAND WATERS

(A Note about W. I. Jadin's theory)

W. A. WODIANIZKY

Rostov State University

This is a critical revision of Jadins theory of biological productivity of waters described in his monograph «The fauna of rivers and reservoirs» (1940) and in his article «Problems of reconstruction of Wolga and Caspian fauna» (1941). The leading factor of Jadin's theory — the form of accumulation of food substances does not represent a primary factor, but a secondary and a composite one. The second part of the theory — namely the «biooecological provision» cannot be considered as an another factor. Jadin's theory is but a step in the inquiry of laws which govern the biological productivity and its regulation. The best solution of the problem would be a monographic study of the biology of leading màss species of the biocenosis.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIV 1945 ВЫП. 2

ОПЫТ УСТАНОВЛЕНИЯ КОРМОВОГО КОЭФИЦИЕНТА ВОДОРОСЛЕВОГО КОРМА ДЛЯ DAPHNIA MAGNA В ПОЛЕВЫХ УСЛОВИЯХ

Н. С. ГАЕВСКАЯ

Кафедра гидробиологии Московского института рыбной промышленности

1. Постановка вопроса и задачи исследования

Настоящая работа относится к серии исследований, проводимых нами в области экспериментальной трофологии, и непосредственно связана с дальнейшей разработкой метода массовых управляемых культур, опубликованного нами в 1941 г.

В основу этого метода положен принцип управления популяцией трофодинамическим фактором путем пространственного разделения 2—3 основных звеньев пищевой цепи, из которых последним является культивируемый вид, при сопряженности их во времени. Этот принцип был применен нами к выращиванию живых кормов для рыб как к частному случаю управляемых популяций (1941 г.).

Следует указать, что проблема выращивания живых кормов в последние годы начала приобретать особое значение как один из основных моментов общей схемы интенсивного рыборазведения в СССР.

Пространственное разделение пищевых звеньев делает возможным использование в отношении беспозвоночных понятия кормового коэфициента, являющегося одним из основных в животноводстве, в том числе и в рыбоводстве.

Методы установления кормовых коэфициентов в полевых условиях для массовых управляемых культур, выращиваемых под открытым небом, и определение величин этих коэфициентов имеют для нас значение в двух отношениях: во-первых, как общий методический прием при экспериментальном изучении трофологических отношений в управляемых популяциях и, во-вторых, как один из обязательных элементов в схеме нормативов по разведению живых кормов, необходимых для установления завершающего звена этой схемы, а именно соотношений между площадями водорослевых, дафниевых и рыбоводных культур.

Установление кормовых коэфициентов различных видов пищи и для различного рода управляемых популяций мы начинаем с сочетания водоросли — Daphnia magna, как с основного звена в кормовых культурах для рыб [1].

Для получения данных, характеризующих количественную сторону питания мелких беспозвоночных-фильтраторов, обычно пользуются двумя методами. Это, во-первых, метод подсчета количества осажденной в единицу времени пищи, определяемого по изменению концен-

[1] Напомним, что кормовой коэфициент представляет собой отношение съеденного животным корма к приросту веса его тела, т. е., другими словами, кормовой коэфициент показывает нам, какое количество корма необходимо затратить для получения единицы прироста веса животного.

трации пищевой взвеси в течение опыта, и, во-вторых, метод учета содержимого кишечника и определение времени прохождения пищи через кишечный тракт. Полученные величины, в сочетании с данными о весовом приросте объекта или популяции, позволяют без труда рассчитать кормовой коэфициент или же определить количество пищи, необходимое для поддержания популяции данной плотности на данный период времени.

Применяя оба эти метода в наших лабораторных исследованиях, мы тем не менее не сочли целесообразным воспользоваться ими для получения нужных нам показателей при разрешении поставленной задачи — установления кормового коэфициента водорослей для дафний — по следующим соображениям. Оба метода являются методами чисто лабораторными; полученные при помощи их величины дают основания для установления кормового коэфициента, который носит название истинного кормового коэфициента, поскольку экспериментатор в условиях такого рода опытов стремится к тому, чтобы избежать как потери пищи, так и непроизвольного ее увеличения во время опыта. Если же этого нельзя избежать, то изменения в содержании пищи, не связанные с непосредственным потреблением пищи подопытными животными, должны быть учтены контрольным опытом.

В условиях культур нелабораторных, выращиваемых под открытым небом в земляных бассейнах, во всяком случае на данном биотехническом уровне не только нашего метода, но и всего рыбоводного хозяйства, оба указанных момента — потери и прибыли пищи — в той или иной мере всегда будут иметь место. Это зависит, с одной стороны, от наличия известного количества пищи в самом водоеме и, с другой стороны,— от присутствия в нем конкурентов и прямых вредителей, а также от потери корма, обусловленной его осаждением, заносами и тому подобными обстоятельствами, делающими в естественном водоеме какую-то часть внесенного корма недоступной для животного. Учет роли этих обстоятельств в естественном водоеме представляется делом неизмеримо более сложным, чем в лабораторных опытах.

Вследствие этого применение истинного кормового коэфициента, полученного в лабораторных условиях по фактически потребленному корму, в условиях естественного бассейна может привести к существенному искажению в соответственных расчетах.

По самой сути поставленной задачи нам представляется более правильным исходить в первую очередь не из этого коэфициента, а из величины более реальной в данных условиях, которая показывала бы, какое количество корма нужно внести в водоем данного типа для получения единицы весового прироста дафний, т. е. из так называемого рабочего кормового коэфициента. Этот коэфициент может быть и ниже и выше истинного коэфициента, поскольку он является величиной, результирующей совокупность трофологических моментов в водоеме, направленных и положительно и отрицательно по отношению к выращиваемому объекту.

Ниже мы излагаем результаты нашей попытки путем полевого эксперимента установить рабочий коэфициент водорослевого корма для дафний и подойти, хотя бы в первом приближении, к характеристике относительного значения в рабочем кормовом коэфициенте двух основных моментов: запаса корма в самом водоеме и наличия в водоеме сопутствующих форм-конкурентов и врагов культивируемого организма. Определяя эти два момента, мы тем самым подходим к установлению и истинного кормового коэфициента, но в полевых условиях. Эта попытка, насколько нам известно, является первой попыткой установления кормовых коэфициентов для беспозвоночных.

2. Методика и условия опыта

Укажем прежде всего, что опыт проводился в тех земляных бассейнах (опытное хозяйство Мосрыбвтуза), в которых ранее нами были получены данные по производительности водорослевых и дафниевых культур. Таким образом расчисление соотношения площадей этих культур мы можем обосновывать во всех элементах на однородном материале.

Опыт был поставлен по следующей схеме. Два одинаковых водоема были заселены равными количествами D. magna. В один водоем вносился корм для дафний, другой являлся контрольным, и корм в него не вносился. Через известный промежуток времени в каждом из бассейнов учитывалась биомасса и плотность населения как D. magna, так и остального животного населения. В конце опыта каждый из бассейнов облавливался нацело. Для опыта были взяты два смежных отсека земляного пруда, перегороженного шпунтовыми рядами. Объем каждого отсека равнялся 2,6 м³ (7,4 м² × 0,35 м). Прудики были залиты с весны 1943 г. водопроводной водой. Но приступить к выполнению опыта можно было по причинам, связанным с условиями военного времени, не в июне, как предполагалось, а лишь в августе. К этому времени в водоеме, естественно, имелось уже свое население. Из водоема была удалена только высшая водная растительность, все остальное осталось ненарушенным. 6 августа каждый прудик был заселен D. magna в количестве 13 особей общим весом 15 мг на 1 л воды. Дафнии были взяты из лабораторной массовой культуры, которая еще с весны была подготовлена в качестве посадочного материала для предполагавшихся летних полевых опытов. К августу популяция пришла в состояние явной депрессии, так как летом не было возможности обеспечить должный уход за ней. В водоемах же на территории Петровско-Разумовского (под Москвой), где расположено опытное хозяйство Мосрыбвтуза, D. magna в 1943 г. совсем отсутствовала, что наблюдалось в отдельные годы и прежде.

К началу опыта растительное население водоема состояло из Protococcales: Ankistrodesmus falcatus, Chlorella vulgaris, Scenedesmus quadricauda, Protococcus vulgaris, Pediastrum duplex и др. и Desmidiaceae: Closterium, Cosmarium, Xantidium, Staurastrum и др. Общее число клеток по всем этим группам было довольно значительным и достигало 650 000 в 1 л воды. В начале сентября в обоих бассейнах кроме того появились в довольно большом количестве Volvox minor.

Высшая растительность, как уже упоминалось, была удалена из водоема перед началом опыта. Все упомянутые выше водоросли являются обычной пищей для D. magna.

Животное население, имевшееся в опытных водоемах к моменту заселения дафниями, состояло из четырех видов Cladocera — Daphnia longispina, Ceriodaphnia reticulata, Simocephalus vetulus, Chydorus sphaericus, двух видов Copepoda — Cyclops viridis, C. strenuus, одного вида Ostracoda — Heterocypris incongruens и личинок Corethra, Culex и Anopheles. Периодически в водоеме появлялись imago Dytiscus и Notonecta в единичных экземплярах.

Плотность и биомасса этого населения в момент посадки дафний в контрольном водоеме равнялись соответственно 20 экземплярам и 7 мг на 1 л воды и в опытном водоеме — 17 экземплярам и 5 мг. Указанный состав животного населения удерживался достаточно устойчиво в течение всей осени.

Таким образом плотность животного населения толщи воды и его биомасса были того же порядка, что и плотность и биомасса посаженных в водоем дафний. Конкурентами для D. magna в отношении пищи являлись Cladocera, Ostracoda и Diptera, кроме Corethra; конкурентами и врагами — Copepoda. Хищники Dytiscus и Notonecta не потребляют D. magna [1].

Опыт длился с 6.VIII по 13.X при следующих температурных условиях. Конец лета и осень 1943 г. были очень теплыми и солнечными. В августе средняя дневная температура воды равнялась 17,7°, максимальная доходила до 24° и минимальная (конец августа) равнялась 15,3°. В первой половине сентября средняя температура снизилась до 12,9°, максимальная равнялась 17,8° и минимальная 10°. С начала второй декады сентября уже наблюдались утренние заморозки, но за день, благодаря солнечной погоде, наши маленькие водоемы успевали прогреваться. В конце сентября и в первую пятидневку октября температура воды в дневные часы держалась около 10°, хотя утренние заморозки участились. В последующие дни температура воды неуклонно понижалась, и опыт был закончен в половине октября при температуре воды 3—5°.

В лабораторной обстановке оптимальные температурные условия для размножения D. magna лежат около 21—22°. Можно считать, что в августе и в самом начале сентября температурные условия для размножения дафний были средними. В сентябре же эти условия значительно ухудшились, а в октябре стали уже явно неблагоприятными.

Содержание кислорода в течение опыта было вполне удовлетворительным; самая низкая величина, отмеченная нами, равнялась 5,6 мг O_2 на 1 л. Реакция воды в течение всего опыта была слабо щелочная.

Пища, которая вносилась в опытный прудик, состояла из протококковых (Protococcus vulgaris, Dictyosphaerium pulchellum, Chlorella vulgaris Scenedesmus quadricauda, Ankistrodesmus falcatus и другие виды) и хламидомонад (Chlamydomonas, Chlorogonium euchlorum).

Водорослевые культуры выращивались под открытым небом в деревянных лотках, чанах и земляных бассейнах, на почвенных водных вытяжках с добавлением азота и фосфора. Они содержали такое большое количество бактерий, что бактериальный корм для дафний в чистом виде, выращенный на сенном и элодейном настое, вносился в опытный бассейн в количестве не более 3 л на 1 м³ воды (при этом даже не ежедневно). Корм вносился в опытный прудик 1—2, реже 3 раза в день.

Количество корма, вносящегося в водоем, определялось нами ориентировочно, исходя из результатов наших предыдущих опытов по массовому культивированию дафний, проводившемуся в тех же самых водоемах. Но тогда мы стремились получить возможно большую продукцию D. magna и не опасались избытка корма. В настоящих же опытах необходимо было именно избегать избытка корма в культурах, чтобы не повысить искусственно величины кормового коэфициента. Поэтому мы поддерживали наши культуры на хорошем, но заведомо не максимальном при данной температуре уровне, каковой здесь, в связи с иными задачами, не был обязательным. Таким образом у культуры всегда имелась как бы некоторая резервная потенция продуцирования. На реализацию ее и пошел бы корм, если бы он оказался в какой-то период в избытке. Количество корма, внесенного за определенные промежутки времени, не всегда было строго пропорционально плотности населения за эти же периоды. Это происходило потому, что при ориентировочном определении количества вносимого в водоем корма мы руководствовались целым рядом моментов, как, например, сравнительной скоростью нарастания популяции в опытном и контрольном бассейнах, относительным уровнем популяции в каждом из двух бассейнов и т. п. Эти данные давали нам представление о количестве пищевых ресурсов в самом водоеме и указания на изменения этих ресурсов за определенные промежутки времени.

Далее учитывалась степень разреженности населения, очень влияющая, как известно, на степень использования корма. В связи с этим в первоначальный период опыта было внесено относительно гораздо больше корма, чем в последующие периоды Затем принималась во внимание температура воды как фактор, влияющий на количество потребленного корма [3]. Далее — общее состояние популяции, количество закладываемых яиц и тому подобные моменты, которые регистрировались ежедневно в обоих бассейнах.

Контрольные пробы для счета и взвешивания отбирались, как правило, каждые 5 дней. Через мельничный газ проливалось 65—70 л воды, взятой в разных точках прудика. Проба быстро, но тщательно обсушивалась и затем взвешивалась на техно-аналитических весах. Подсчет дафний в прочих организмах производился в 0,1 и 0,2 частях пробы. Все данные приводились затем к 1 л воды. Дафнии и другие Entomostraca хорошо выносят кратковременное обсушивание и только небольшая часть их отмирает при этом. После обработки пробы животные снова возвращались в пруд. В конце опыта был произведен полный облов обоих прудиков; ему предшествовало взятие проб обычным порядком. Сопоставление результатов, полученных тем и другим путем, показало хорошее совпадение: разница составила около 7% в пользу данных, полученных полным обловом.

3. Экспериментальные результаты, относящиеся к Daphnia magna

Общий ход и результаты опытов сведены в графиках на рис. 1, 2, 3. Материал, представленный на рис. 1, показывает разницу как динамики, так и уровня плотности и биомассы D. magna в опытном и контрольном бассейнах, обусловленную разницей трофологического режима в обоих бассейнах. Весь ход опыта в опытном бассейне можно разбить на четыре этапа.

Первый этап — с 6.VIII, т. е. со дня посадки дафний, по 12.VIII — является акклиматизационным периодом, когда в опытном прудике, так же как и в контрольном, наблюдается снижение плотности и биомассы дафний. Отмирание некоторой части популяции в первый день после посадки наблюдается и при пользовании хорошим посадочным материалом, если жизненные условия популяции существенно меняются, например, при пересадке из аквариума в бассейны или обратно. При переносе из водоема в водоем это явление бывает выражено обычно гораздо слабее. В нашем случае сказалось кроме того, депрессивное состояние посадочного материала.

Второй этап — с 12.VIII по 18.VIII — является периодом перелома

в состоянии популяции в положительную сторону. Самки в обоих прудиках сбросили эфиппиумы и приступили к размножению субитанными яйцами. Темпы размножения в течение этого небольшого отрезка времени у обеих популяций тождественны и изменение численности населения идет, как это мы видим из рис. 1, на одинаковом уровне в обоих бассейнах. Но в весовом отношении уже начинает намечаться разница в пользу опытного прудика: дафнии в этом последнем начинают обгонять в росте дафний контрольного бассейна и поэтому дают при той же плотности большую биомассу.

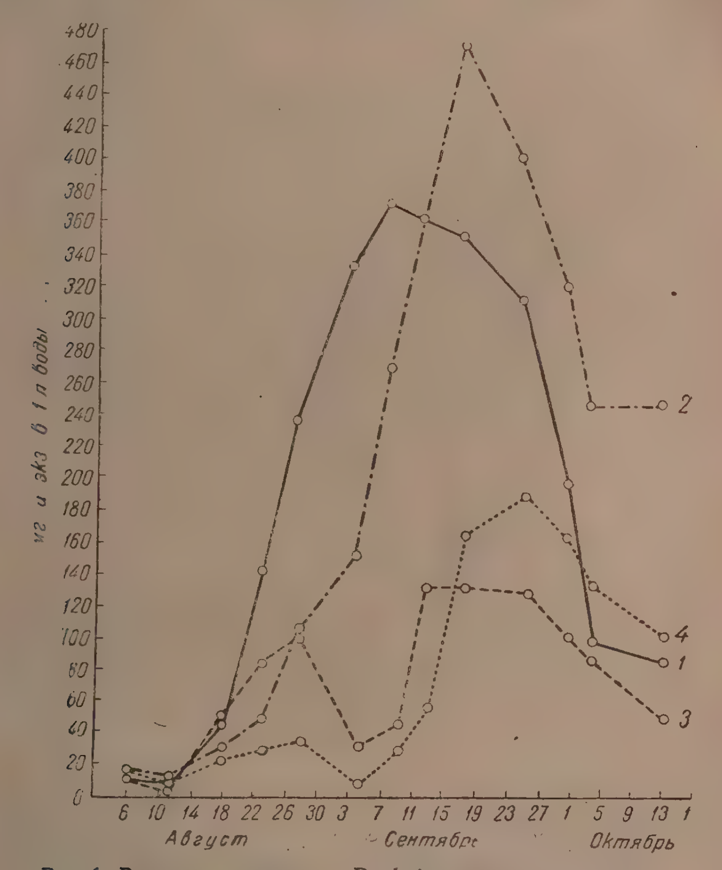


Рис. 1. Развитие популяции Daphnia magna в опытном и контрольном водоемах. *1* — плотность в опытном водоеме, *2* — биомасса в опытном водоеме, *3* — плотность в контрольном водоеме, *4* — биомасса в контрольном водоеме

Третий этап охватывает вторую половину августа и первую декаду сентября. Это — период неуклонного и быстрого возрастания численности населения в опытном прудике до ее предельной величины — 370 особей в 1 л воды (9.IX). Параллельно идет также неуклонное возрастание биомассы дафний. Сначала оно отстает от нарастания плотности — при быстром размножении дафний популяция состоит в основном из маловесных молодых поколений; но затем, с конца августа, кривая биомассы резко поднимается кверху: на темпах ее возрастания начинает сказываться не только пополнение популяции молодыми поколениями, но и рост уже многочисленных особей старших поколений.

В контрольном прудике развитие популяции носит существенно иной характер. Во-первых, развитие идет на более низком уровне и, во-вторых, не обнаруживается того непрерывного и равномерного нарастания популяции, которое наблюдается в опытной управляемой культуре. В контрольном прудике, вслед за небольшим подъемом, в конце августа наблюдается резкое снижение численности населения и его биомассы, причем последняя опускается даже ниже исходного уровня. Еще до снижения мы отметили появление эфиппиальных самок и падение темпов размножения дафний. На последнее указывает и более пологий ход кривой в промежутке времени с 23 по 28 августа. Причиной депрессии и вымирания популяций является недостаток пищи, возникший в контрольном бассейне при плотности населения в 80—100 особей на 1 л воды. Подтверждением этому служит наступивший вслед за разрежением населения новый подъем его численности и биомассы, продолжавшийся до конца первой декады сентября и совпавший с появлением в контрольном и в опытном бассейнах в довольно большом количестве нового пищевого ресурса — Volvox minor.

Со второй декады сентября наступает четвертый и последний этап в жизни обеих популяций, период их угасания, в связи с наступлением осеннего похолодания, хотя в опытном бассейне добавление корма продолжается и в этот период. Кривая плотности населения в сентябре медленно, а в октябре стремительно идет книзу в обоих бассейнах. Биомасса же еще некоторое время продолжает возрастать за счет увеличения веса особей. Она достигает своего кульминационного пункта в конце второй — начале третьей декады сентября, в то время как в численности населения обозначился уже явный перелом в сторону угасания.

4. Экспериментальные результаты, относящиеся к остальной части населения водоемов

Вопрос о соотношении между культивируемой частью населения и той частью, которая вселяется в водоем произвольно и может быть названа сорным его населением, о размерах их взаимной конкуренции по различным экологическим линиям, о соотношении их плотности и биомассы — представляется весьма существенным при разработке методов управляемых культур, в особенности культур, выращиваемых под открытым небом.

Для цели, которую мы преследовали постановкой описываемого опыта, наиболее существенным прдставлялось выяснить уровень, на котором будет держаться биомасса сорного населения при культивировании D. magna по нашему методу. Именно этот момент должен был в наилучшей мере характеризовать степень ухода корма по другим пищевым цепям помимо культивируемого вида, т. е. степень рассеяния вносимого в водоем корма.

Как указано выше, начальная плотность и биомасса сорного населения, состоявшего главным образом из Entomostraca, была того же порядка, что и у дафний при посадке их в водоем.

Материал, представленный на рис. 2 и 3, в сопоставлении с материалами рис. 1 имеет целью показать динамику биомассы и плотности сорного населения, их относительное значение в сравнении с биомассой и плотностью D. magna. Основное и самое существенное, что надлежит отметить при сопоставлении этих графиков, это тот значительно более низкий уровень, на котором держались биомасса и плотность сорного населения в обоих бассейнах в течение опыта в сравнении с биомассой и плотностью D. magna. Исключением является лишь начальный период опыта, акклиматизационный период для D. magna,

когда численность и биомасса дафний упали, а сорное население в это время обнаружило в опытном бассейне явную тенденцию к нарастанию и начало обгонять D. magna. Происходило это, несомненно, за счет того корма, который вносился в водоем для дафний и который в значительной доле ими в этот период не использовался. Возрастание популяции сорного населения продолжалось затем еще некоторое время; после этого периода до конца августа оно все больше и больше отставало от стремительного и непрерывного подъема популяций D. magna, уже вышедшей из депрессии. Максимальная величина, которой достигла в течение опыта биомасса сорного населения, состав-

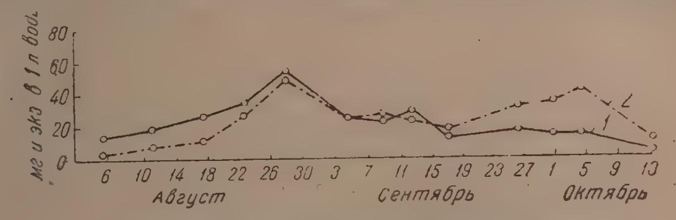


Рис. 2. Развитие сорного населения в опытном водоеме.
1 — плотность, *2* — биомасса

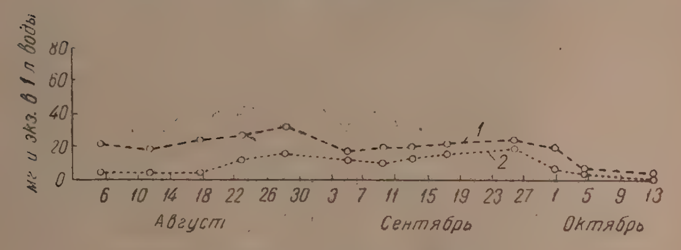


Рис. 3. Развитие сорного населения в контрольном водоеме.
1 — плотность, *2* — биомасса

ляла 48 мг на 1 л воды, т. е. была в 10 раз ниже максимальной биомассы D. magna, достигшей 476 мг на 1 л. При этом в общем ходе кривой сорного населения следует отметить еще то, что вогнутость этой кривой совпадает с выпуклостью кривой популяции D. magna (период с 4.IX по 18.IX).

В такого рода соотношении между обеими частями населения опытного бассейна нет ничего неожиданного, и оно лежит в самой природе всякого культивирования. Как правило, при культивировании (за исключением некоторых специфических культур, которые ставятся в особые условия) мы оперируем с видом, обладающим высокой плодовитостью. В силу этого он будет вытеснять в том ограниченном пространстве, в котором проводится его культура, другие виды, претендующие на ту же экологическую нишу. D. magna потому и служит в течение уже нескольких десятков лет основным объектом культивирования в качестве живого корма для рыб, что она прежде всего удовлетворяет этому главному требованию, обладая высокой плодовитостью. Подавление сорного населения будет выражено тем ярче, чем более будет процветать культура дафний.

5. Кормовой коэфициент водорослей для Daphnia magna

Для расчисления кормового коэфициента мы берем тот отрезок времени, в течение которого в опытном бассейне наблюдалось нарастание популяции, определявшееся добавлением в водоем корма, т. е.

период с 6.VIII по 18.IX. Период угасания популяции, обусловленный наступлением осенних холодов, нами отбрасывается.

Расчисление рабочего кормового коэфициента производится нами по формуле: $РКК = \frac{К}{Д}$, где РКК — рабочий кормовой коэфициент, К — вес корма, внесенного в водоем за данный период времени, Д — весовой прирост популяции дафний за тот же период. Подставляя числовые данные, находим искомый рабочий коэфициент: $\frac{5063\ г}{(476\ г - 15\ г) \times 2{,}6} = 4{,}2$ или, округляя, $= 4$, где 5063 г — сырой вес водорослей, внесенных в опытный бассейн с 6.VIII по 18.IX; (476 г — 15 г) — прирост дафний на 1 м³ воды за тот же период и 2,6 м³ — объем воды в прудике.

Полученная величина рабочего кормового коэфициента не относится целиком к зеленым водорослям, а включает в себя и бактерий, которые, как это было указано выше, в большом числе развиваются в культурах вместе с водорослями. Однако по весу бактерии составляют незначительную часть корма и при расчетах мы их вес объединяем с водорослями. Поэтому везде, где мы говорим о водорослевом корме, имеются в виду и бактерии.

Наличие контрольного опыта и дифференцированного учета прироста D. magna и прочего населения в каждом из бассейнов дает возможность подойти и к вычислению истинного кормового коэфициента — ИКК.

В опытном бассейне за счет корма, внесенного в водоем, «К» и корма, бывшего в самом водоеме, «к», получен весовой прирост D. magna «Д» и прирост прочего населения «Н». В контрольном бассейне за счет корма «к» получен прирост D. magna «д» и прирост прочего населения «н».

Таким образом в опытном бассейне за счет корма (К + к) — к выращено (Д + Н) — (д + н) животных или за счет корма «К» выращено (Д — д) + (Н — н) животных.

Возьмем соотношение $\frac{К}{(Д - д) + (Н - н)}$ и подставим в нем соответственные числовые данные:

$$\frac{5063\ г}{(476\ г - 15\ г) - (163\ г - 15\ г) \times 2{,}6 + (18\ г - 5\ г) - (14\ г - 7\ г) \times 2{,}6},$$

где 15 г — вес дафний в 1 м³ воды в контрольном бассейне к 6.VIII, 163 г — то же к 18.IX, 5 г — вес прочего населения в 1 м³ воды в опытном бассейне к 6.VIII, 18 г — то же к 18.IX, 7 г — вес прочего населения в 1 м³ воды в контрольном бассейне к 6.VIII, 14 г — то же к 18.IX.

Остальные величины указаны выше при расчете рабочего кормового коэфициента.

После соответствующего вычисления получаем: $\frac{5063\ г}{814\ г + 16\ г}$

Величина 16 г, показывающая разницу в приросте прочего населения в опытном бассейне, в сравнении с контрольными, настолько незначительна в сравнении с разницей в приросте D. magna (814 г), что мы сочли возможным ее отбросить.

Тогда ИКК водорослевого корма для D. magna равняется: $\frac{5063\ г}{814\ г} = 6{,}2$ или, округляя, $= 6$.

Таким образом рабочий коэфициент водорослевого корма для дафний оказывается ниже истинного коэфициента примерно в 1,5 раза.

Это соотношение противоположно тому, которое наблюдается в отношении кормовых коэфициентов для рыб. Как правило, рабочий коэфициент в этом последнем случае выше истинного коэфициента.

Эта разница может быть вполне объяснена главным образом двумя причинами. Во-первых, в земляных бассейнах всегда имеется добавочный корм для дафний (водоросли, бактерии, простейшие, детрит и т. д.) Во-вторых, этот добавочный корм, как и корм, вносимый в водоем, в основном используется именно дафниями и почти не рассеивается по другим пищевым линиям, потому что, как мы видели выше, остальное животное население водоема, могущее претендовать на этот корм, настолько подавляется дафниями, что не может служить для них сколько-нибудь ощутимым конкурентом. В результате, потери в корме, которые несомненно имеют место в дафниевых культурах, с избытком покрываются добавочным кормом, что и находит свое выражение в меньшей величине рабочего кормового коэфициента, в сравнении с истинным.

6. Соотношение площадей водорослевых, дафниевых и рыбоводных культур

Для установления указанных соотношений необходимо располагать данными, характеризующими: 1) производительность массовых водорослевых культур, 2) производительность массовых дафниевых культур, 3) кормовой коэфициент водорослей (главным образом протококковых) для дафний или соответственные суточные рационы дафний, 4) кормовой коэфициент дафний для данного вида рыбы или соответственные суточные рационы этого вида.

Первые два момента были выяснены нашими предшествовавшими работами, в результате которых можно принять, что в открытых бассейнах при средних метеорологических условиях вегетационного периода в средних широтах производительность водорослевых и дафниевых культур равна соответственно 1200 г и 75 г в сутки в сыром весе на 1 м³ воды. Рабочий кормовой коэфициент водорослей для дафний определяется нами равным 4.

В отношении кормового коэфициента дафний для рыб можно принять, руководствуясь данными ряда авторов, среднюю величину 6.

На основании этих данных соотношение площадей водорослевых и дафниевых культур определяется из следующего расчета: для выращивания 75 г дафний в сутки нужно 75 г $\times$ 4 = 300 г водорослей. Такое количество водорослей получается с 300 : 1200 = 0,25 м³.

Таким образом (при равной глубине водорослевых и дафниевых бассейнов) площадь водорослевых культур составляет около 25% от площади дафниевых культур.

Расчеты по соотношению площадей водорослево-дафниевых и рыбоводных культур были произведены при непосредственном участии проф. Б. И. Черфаса, которому пользуюсь случаем принести сердечную благодарность. Мы не считаем возможным приводить их здесь полностью, это будет сделано в соответствующем специальном журнале. Мы ограничимся здесь лишь выводами из этих расчетов для форелевого и карпового хозяйства.

При указанной выше продукции водорослевых и дафниевых прудов занимаемые ими площади в интенсивном форелевом хозяйстве будут весьма невелики и составят не более 10% общей площади полного хозяйства. Так, для полного форелевого хозяйства с двухлетним оборотом, выпускающего около 160 ц товарной продукции при общей площади 3—3,5 га, площадь дафниевых прудов будет занимать около 0,3 га. В карповом хозяйстве наибольшее значение дафниевые пруды могут иметь как источник живого корма для мальков в нерестовых прудах. В питомниках, выращивающих 300 000 сеголетков карпа, площадь дафниевых прудов составит ничтожную величину — около 800 м²

или 2% общей площади хозяйства. После пересадки мальков в выростные пруды продукция дафниевых прудов может быть использована для усиления кормовой базы выростных прудов.

Литература

1. Березина Н. А., Питание водных хищных насекомых и их взаимная конкуренция, 1944 (в печати). — 2. Гаевская Н. С., О методах выращивания живого корма для рыб, Труды Моск. ин-та рыбной промышленности, вып. III, 1941.— 3. Кастальская-Карзинкина М. А., Материалы по питанию дафний, Зоологический журнал, т. XXI, вып. 4, 1942.

AN ATTEMPT TO DERIVE THE COEFFICIENT OF ALGAL FOOD FOR DAPHNIA MAGNA UNDER FIELD CONDITIONS

N. S. GAJEWSKAJA

Moscow Institute for Fish Industry, Department of Hydrobiology

Summary

1. The calculation of food coefficients under field conditions is of interest as a general methodical procedure applied to the experimental investigation of trophodynamic relations in controlled population. It is also an element which necessarily belongs to any scheme of standards adopted when growing live food for fish, which is a particular case of controlled populations.

2. In the latter case prime importance belongs to the working food coefficient, as summing up both positively and negatively directed trophodynamic relations prevailing in the basin. A comparison of the working food coefficient with the actual coefficient can give an idea of the amount of food reserves accessible to the object of cultivation in the reservoir.

3. The author carried out a field experiment, with the purpose to find out: a) the magnitude of the working coefficient and the actual coefficient of algae (largely of protococci) for D. magna; b) the relative value of the magnitude of the working coefficient of the food resources in the reservoir itself, as well as the presence in the latter of accessory «weed» population; c) the correlation between the areas occupied by the algal, daphniae and the cultivated fish population.

The general course of the experiment and the results obtained are represented in figures 1, 2 and 3. A comparison of these figures permits of the following conclusions:

4. The development of the population of D. magna in the experimental reservoir assumed a stable course, as it is usually the case with controlled population, and proceeded at a higher rate then in the control reservoir.

5. The development of the rest of the animal populations inhabiting the reservoirs went on at a very low rate as compared with that of D. magna. Such a state of affairs is in good accord with the very essence of cultivation, in so far as for cultivation is usually chosen a species standing out for its fertility, which naturally supplants all other species claiming at the same area of distribution. In controlled cultures there scarcely any scattering of food is therefore observed along other lines, except that of the species under culture.

6. For calculating the food coefficient a period from the 6th of August and the 18th of September was taken, during which there was obser-

ved an increase in the reservoir of the D. magna population, which was due to the addition of food.

The working food-coefficient has been found to equal

$$\frac{5063 \text{ g (weight of algae introduced in the reservoir)}}{1199 \text{ g (increment of D. magna)}} = 4{,}2$$

or, to round out the figure, 4.

The actual food coefficient for the population as a whole is

$$\frac{5063 \text{ g}}{8141 + 16 \text{ g}}$$

(increment of D. magna + increment of the rest of population of the experimental reservoir, as compared with the control).

Neglecting the increment of the rest of population (16 g) because of the smallness of the figure, we obtain the actual food coefficient of algae for D. magna, which is 6,2, or, in round figures, 6.

7. The working coefficient is thus found to be about $1^1/_2$ times smaller than the actual coefficient, contrary to what is observed in the case of fish, where the working coefficient is as a rule greater than the actual one. These relations should in the first line be put down to the fact that additional food is available to D. magna in the very reservoir, and that very little of the additional food introduced into the reservoir is consumed by any other population than that of D. magna.

8. The relation between the areas occupied by algae and daphniae cultures is calculated from the following data established by us: the productivity of the algal and Daphnial cultures is equal to 1200 g and 75 g per 1 cubic metre of water per day, respectively; the working coefficient equals 4. Hence, the area of algal cultures makes up 25 per cent to that of Daphniae.

If this figure of productivity be adopted, the area under algae and that under Daphniae will make up 10 per cent to the total area an a high-rate trout fishery, and about 2 per cent, in the case of carp-fishery.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIV 1945 ВЫП. 2

О МЕХАНИЗМЕ ПИЩЕВАРЕНИЯ У ЛИЧИНОК CHAOBORUS (DIPTERA, CULICIDAE)

А. С. МОНЧАДСКИЙ

Зоологический институт Академии Наук СССР (дир. акад. Е. Н. Павловский)

Приспособление к хищному типу питания у личинок Chaoborinae, как было показано нами [9], является очень древним. Поэтому неудивительно, что и внешнее строение и все важнейшие системы органов имеют у них черты глубокой специализации к хищничеству в условиях жизни в водной среде. Общий анализ этих приспособлений дан нами ранее [8, 9, 10]. Если дыхательная система и особенности ее функции у личинок Chaoborus — наиболее специализированного звена в эволюционном ряду родов подсемейства Chaoborinae — в значительной мере могут считаться известными [3, 6], то строение пищеварительной системы и особенности ее функционирования до последнего времени продолжают оставаться почти не изученными. Это в меньшей степени касается строения кишечника, анатомия которого известна в общих чертах еще со времен Лейдига (Leydig [7]) и Вейсмана (Weismann [12]) и несколько более подробно исследована Экхорстом (Akehurst [1]), но в полной мере относится к механизму пищеварения, относительно которого в литературе отмечалась только способность глотки выворачиваться наружу, рассматриваемая, однако, как результат механической травмы [5], а не как нормально функционирующее, весьма специальное приспособление к выведению из кишечника непереваренных остатков пищи. Только в последнее время нами [8, 9, 10] были приведены в самом общем виде данные о механизме пищеварения у личинок Chaoborinae. Резко выраженный приспособительный характер и большое своеобразие этого процесса, объясняющие все особенности строения пищеварительной системы личинок, заслуживали более детального описания. Это было тем более желательно, что личинки Chaoborus (Corethra прежних авторов) являются типичными обитателями любого постоянного стоячего водоема и по удобству наблюдения за их жизнью и поведением должны, по нашему мнению, стать «школьным объектом». По этим соображениям нами были поставлены специальные наблюдения, результаты которых изложены в настоящей работе.

I. Материал и методика

Наблюдения проводились на личинках IV стадии Chaoborus crystallinus De Geer. Отличаясь почти полной прозрачностью, они были исключительно удобными объектами для наблюдений in vivo. Пойманные в природе личинки в течение нескольких суток выдерживались поодиночке без пищи в профильтрованной воде. Перед началом опыта личинка отсаживалась в отдельную солонку или на предметное стекло с углублением, с количеством воды, достаточным, чтобы не стеснять ее движений. Затем туда пускалась крупная дафния. С этого момента начиналось непрерывное наблюдение за личинкой под бинокуляром с контролем под микроскопом, прекращавшееся только с окончанием всего цикла пищеварения.

II. Строение пищеварительной системы личинок Chaoborus

Для понимания описываемого ниже механизма пищеварения и, тем более, для выяснения вопроса о пути его эволюции, необходимо познакомиться со строением пищеварительной системы личинок Chaoborus. Оно очень сходно с таковым у личинок Cryophila [10].

Мускулистая глотка, через посредство короткого пищевода, без резких границ переходит в объемистый, постепенно расширяющийся кзади, грушевидной формы зоб. Мускулатура его очень сильно развита. Она состоит из мощных внутренних пучков продольных мышц и из еще более сильно развитого наружного слоя кольцевой мускулатуры. Тонкая хитиновая выстилка глотки и пищевода своими складками образует просвет в форме глубоко вырезанной звезды. Наличие складок позволяет глотке очень сильно расширяться и допускает проглатывание крупной добычи. Хитиновая выстилка зоба — более толстая и грубая. Она образует многочисленные мелкие, продольные складки, лишенные склеротизированных участков экзокутикулы. Задний отдел зоба небольшой перетяжкой отделен от следующего за ним неправильно-шаровидного преджелудка с толстыми мускулистыми стенками и с значительно более тонкой, чем у зоба хитиновой выстилкой. На дне преджелудка помещается производное хитиновой выстилки — особый ситовидный аппарат полулунной формы, обращенный выпуклостью назад, к средней кишке. Он — двустворчатый, образован двумя рядами тесно расположенных зубцов, имеющих раздвоенное основание; концы зубцов и внутренние ветви их оснований одного ряда соприкасаются с соответствующими элементами другого, образуя род двойного сита. Ситовидный аппарат играет роль очень тонкого фильтра, не пропускающего дальше твердые частицы пищи, даже очень малой величины. Ситовидный аппарат делит полость преджелудка на две неравные части — на объемистую переднюю камеру и на небольшую щелевидную — заднюю.

У личинок родов Mochlonyx и Cryophila преджелудок, как особый самостоятельный отдел передней кишки, отсутствует, и ситовидный аппарат лежит у них асимметрично в стенке заднего отдела зоба, отграничивая собой небольшую щелевидную полость, соответствующую задней камере преджелудка личинок Chaoborus. У Mochlonyx внутренние края обеих пластинчатых створок ситовидного аппарата образуют неправильную щель, являющуюся весьма примитивным фильтром. У Cryophila он состоит из двух прямых рядов зубцов такого же строения, как у личинок Chaoborus. У последних, наряду с образованием преджелудка, как самостоятельного отдела, мы имеем дальнейшее усложнение и в строении ситовидного аппарата: зубцы каждой створки располагаются не в прямой, а в полулунно изогнутый ряд и сильно утончаются, что делает фильтрующую способность аппарата более совершенной.

От задней камеры преджелудка отходит тонкая, S-образно изогнутая трубка, со слабо развитой мускулатурой и узким просветом, выстланным тонкой хитиновой кутикулой. Она соединяет преджелудок со средней кишкой, несколько заходя в полость последней и образуя там рудимент пилорического клапана.

Средняя кишка имеет вид длинной тонкой прямой цилиндрической трубки, слегка суженной только в коротком переднем и в более длинном заднем отделах. Специальные пилорические железы, характерные для всех прочих личинок комаров, кроме наиболее примитивных Dixinae, в ней отсутствуют. Секреция осуществляется всеми клетками ее эпителия. Мускулатура развита очень слабо, за исключением короткого переднего отдела. В месте перехода средней кишки в заднюю кишку в нее впадают пять тонких извитых мальпигиевых сосудов. Задняя кишка состоит из более тонкого, слегка извитого переднего отдела, переходящего в ректальное расширение. Отходящая от него короткая прямая кишка открывается наружу анальным отверстием. В прямой кишке помещается сложный ректальный аппарат.

III. Результаты наблюдений

Неизменно личинки сразу же схватывали и заглатывали подсаженную к ним дафнию, кожные покровы которой слегка повреждались ударами зубцов мандибул. Через несколько секунд дафния, пройдя короткий пищевод, попадала в зоб. Вслед за этим сразу же начинались сокращения мускулатуры последнего, в результате чего дафния быстро утрачивала свою форму и превращалась в рыхлый комок. Под влиянием попеременных сокращений мощно развитых наружных кольцевых и внутренних продольных мышц зоб то резко сокращался, особенно в заднем отделе, то распрямлялся и вытягивался.

Уже спустя минуту после заглатывания, а часто и быстрее, можно наблюдать начало антиперистальтических движений переднего мускулистого отдела средней кишки. Сокращения мускулатуры происходят быстро следующими друг за другом волнами. Одновременно преджe-

лудок начинает сокращаться и растягиваться, совершая нагнетательные движения. При этом сокращению преджелудка соответствует начало каждой антиперистальтической волны в мускулистом отделе средней кишки, а его растяжению — ее конец. Эти совместные действия преджелудка и мускулистого отдела средней кишки вызывают перекачивание в зоб пищеварительных соков из средней кишки, где в это время начинается усиленное их выделение. В тонком трубчатом отделе передней кишки, соединяющем преджелудок со средней кишкой, в это время ясно видны токи, идущие по направлению к зобу. В последнем происходит заметное накопление пищеварительных соков. Такое перекачивание регулярно повторяется.

Приблизительно через 15 минут после принятия пищи можно наблюдать поступление первых порций жидкой пищи из зоба в среднюю кишку. При этом сначала сокращается зоб (примерно до заднего края грудных пузырей) и одновременно расширяется преджелудок, куда поступает часть жидкого содержимого зоба, которое, при последующем сокращении преджелудка, через трубчатый соединительный отдел переходит в среднюю кишку; антиперистальтические движения мускулистого отдела средней кишки в это время прекращаются. Находящиеся в зобу еще не переваренные крупные капли жира тоже попадают вместе с жидкой пищей в полость преджелудка, но не могут пройти сквозь ситовидный аппарат, скопляются там и позднее, вместе с новыми порциями пищеварительных соков, поступают обратно в зоб. Пищевой комок остается все время в зобу.

Одновременно с началом секреции пищеварительного сока, в переднем отделе средней кишки начинается выделение перитрофической мембраны, в полость которой попадает поступающая из зоба жидкость. Уже через 30—35 минут в средней кишке образуется хорошо заметная пищевая колонна, ограниченная стенками перитрофической мембраны. По мере поступления из зоба пищевой жидкости эта колонна удлиняется и в пилорическом отделе средней кишки образует ясно видимую петлю, в длину занимающую более двух третей всего отдела. При выделении перитрофической мембраны ее свободный дистальный конец не сразу попадает в заднюю кишку. Дойдя до суженной задней части средней кишки, он загибается и образует восходящее колено, которое при дальнейшем выделении мембраны заходит до суженного переднего конца пилорического отдела, загибается назад, проходит всю среднюю кишку и только тогда попадает в просвет задней кишки.

Образование подобной петли перитрофической мембраны происходило у всех бывших под наблюдением личинок Chaoborus. Поэтому его нельзя рассматривать как случайное явление. При наличии петли пищевая жидкость должна пройти по средней кишке в 2—3 раза больший путь, чем при прямом ее прохождении. Вследствие этого срок нахождения пищевой жидкости в средней кишке значительно увеличивается. По исследованиям Брук [2] скорость прохождения пищи по кишечнику у личинок Anopheles, у которых трубка перитрофической мембраны не образует петли, в среднем колеблется от 40 до 60 минут, причем, по сравнению с количеством поглощаемой ими пищи, степень ее переваренности и усвоения очень мала. У личинок Chaoborus, в связи с наличием петли трубки перитрофической мембраны, скорость прохождения пищи по кишечнику замедляется по меньшей мере вдвое. Так, первые порции пищи появляются в начале тонкого отдела задней кишки только через 60—70 минут, а первая дефекация наблюдается в среднем лишь через 1 час 45 минут после приема пищи. Отмеченное приспособление способствует более полному перевариванию, всасыванию и усвоению пищи.

Попавшая из зоба в среднюю кишку пищевая жидкость время от времени частично перекачивается обратно в зоб. Этим достигается поступление туда новых порций пищеварительного сока, лучшее перемешивание и более полное извлечение питательных веществ из заглоченной добычи. Такое частичное обратное перекачивание пищевой жидкости в зоб из средней кишки наблюдается в течение 3—3,5 часа после начала пищеварения.

В начале третьего часа в зобу появляются постепенно все усиливающиеся волны антиперистальтических сокращений кольцевых мышц. Под влиянием этих сокращений комок непереваренного содержимого зоба (все хитиновые части заглоченной дафнии) продвигается вперед в задний отдел пищевода, а в периоды их отсутствия втягивается обратно в зоб. В среднем через 3,5 часа после принятия пищи упомянутые антиперистальтические движения мускулатуры зоба усиливаются. Комок непереваренных остатков поступает в пищевод, глотка и пищевод выворачиваются через ротовое отверстие, и комок выбрасывается наружу. После этого вывернутые в виде хобота глотка и пищевод, а в редких случаях и передний отдел зоба, вворачиваются обратно. Это осуществляется путем активного заглатывания их при участии антенн и ротовых частей, особенно мандибул и эпифаринкса. Нормально процесс обратного заглатывания длится не более нескольких минут.

Описанным способом выведения из кишечника непереваренных остатков объясняется значительная длина узкого трубчатого отдела, соединяющего преджелудок с отделом средней кишки, образующего в нормальном положении S-образный изгиб. Благодаря этому изгибу получается тот запас длины, наличие которого предохраняет кишечник от чрезмерного натяжения и возможных последующих механических повреждений и разрыва при выворачивании глотки и пищевода наружу.

Выворачивание передней кишки у личинок Chaoborus может происходить не только при выведении непереваренных остатков пищи. Внезапное повышение внутреннего давления, вызванное сильными сокращениями тела при резких движениях или при схватывании самой личинки каким-либо другим хищником и т. п., может вызвать непроизвольное выворачивание передней кишки. Это можно искусственно воспроизвести, надавливая на личинку покровным стеклом. Если внешнее воздействие очень сильное и наступает внезапно, то выворачивание происходит настолько стремительно, что кишечник разрывается и зоб целиком выворачивается наружу; только преджелудок остается при этом невывернутым. Разрыв происходит всегда в области тонкого соединительного отдела между передней и средней кишкой, чаще всего у места его отхождения от преджелудка. В таких случаях личинка не может ввернуть обратно переднюю кишку и в результате погибает.

Всасывание переваренной пищи начинается в среднем через 1,5 часа с момента ее заглатывания. Оно происходит преимущественно в среднем, несуженном отделе средней кишки и, повидимому в меньшей степени, в ее заднем отделе. Уже через 1 час 45 минут плазма клеток эпителия среднего отдела, бывшая до того времени прозрачной и заполненной блестящими, сильнее преломляющими свет вакуолями пищеварительного секрета, постепенно мутнеет и заполняется, начиная с дистального конца, мелкой, более темной зернистостью. Степень заполнения средней кишки начинает соответственно постепенно уменьшаться. Если вначале петли трубки перитрофической мембраны свободно плавали в полости кишки, окруженные большим количеством выделенного секрета, то в среднем через час после начала всасывания они оказываются прижатыми друг к другу и прилегают к стенкам

кишки. Иногда наблюдается даже их сморщивание. Все это достаточно ясно можно наблюдать вследствие возникающих время от времени прямых и обратных токов внутри изгибов трубки перитрофической мембраны при перекачивании пищевой жидкости из средней кишки в зоб и обратно. При этом в средней кишке ясно заметны встречные токи движущейся по изгибам трубки жидкости с мелкозернистыми включениями. Еще через 4—4,5 часа после заглатывания пищи, когда передняя кишка уже давно освобождена от непереваренных остатков, в средней кишке на всем протяжении трубки перитрофической мембраны имеется мелкозернистая пищевая жидкость, хотя и значительно менее густая, если судить по заметному просветлению ее окраски.

В тонкий отдел задней кишки пища попадает в виде мелкозернистой взвеси. Там, повидимому, происходит дополнительное всасывание, так как в ректальное расширение пища поступает уже в форме маленьких округлых рыхлых комочков, сначала через значительные промежутки времени — до получаса, а начиная с третьего часа после приема пищи в среднем через каждые 5—10 минут. Приблизительно через 3 часа в ректальном расширении становится заметной трубка перитрофической мембраны. Так же как и в средней кишке, трубка там сначала слегка изгибается, а затем, по мере выделения мембраны и ее продвижения, делает там полную петлю. При дефекации зернистое содержимое выбрызгивается наружу. Перитрофическая мембрана при этом в течение первых трех-четырех часов не выводится наружу. В ректальном расширении ясно видно, как освобожденный при дефекации просвет ее трубки понемногу снова заполняется поступающими из тонкого отдела порциями экскрементов. Ректальный аппарат все это время остается совершенно неподвижным и втянутым в прямую кишку.

В среднем через 4—4,5 часа извитость трубки перитрофической мембраны увеличивается; при последующих дефекациях концевая часть ее выводится наружу и в виде хвоста, достигающего иногда длины последнего сегмента тела или большей, некоторое время волочится вслед за личинкой, слегка мешая ее движениям. В обрыве этой выделившейся части трубки перитрофической мембраны принимает участие ректальный аппарат. Он быстрым движением выворачивается наружу и также быстро втягивается обратно, в результате чего торчащий конец трубки обрывается. Обычно это сопровождается резким движением личинки в сторону. Момент выворачивания ректального аппарата очень трудно уловим.

Весь процесс пищеварения длится от 3 до 5 часов. Если сразу по его окончании к личинке подсадить еще дафнию, последняя мгновенно схватывается и проглатывается личинкой, и весь процесс начинается сначала. Это не значит, что во время процесса пищеварения нормально личинка не заглатывает добычу. При наличии последней ее схватывание и проглатывание обычно не стоят в связи со стадией переваривания ранее заглоченной добычи.

IV. Обсуждение результатов

Описанные особенности механизма пищеварения, обусловленные строением пищеварительной системы, свойственны не только исследованным нами личинкам Chaoborus, но и представителям всех других родов подсемейства Chaoborinae. По личинкам родов Mochlonyx и Cryophila у нас имеются в этом отношении хотя и отрывочные, но прямые наблюдения. Личинки Eucorethra и Corethrella имеют, по нашим материалам, сходное с личинками Chaoborus строение пищевари-

тельной системы. Соответственно сходным должен быть у них и механизм пищеварения. Эти особенности надо рассматривать как в высокой степени специальное приспособление к хищному типу питания, свойственное личинкам всего подсемейства. Древность этого приспособления, повидимому, очень велика и, в отличие от приспособлений у других личинок семейства Culicidae, носит первичный характер [9].

Наиболее вероятной предпосылкой к возникновению этого приспособления в процессе эволюции следует считать питание, наряду с мелкой, также и крупной добычей, по величине часто не уступающей самому хищнику. Наблюдения показывают, что личинки Chaoborus, Mochlonyx и Cryophila питаются как мелкими ракообразными, так и личинками других видов комаров и своими ближайшими родичами. Строение заднего отдела головы — очень большая ширина затылочного отверстия, не замкнутого с брюшной стороны, и подвижность щечных склеритов, особенно резко выраженная у личинок Chaoborus,— позволяет личинкам заглатывать объекты одного с ними диаметра. Однако их мандибулы по строению [10] приспособлены только к схватыванию и удерживанию добычи и к проталкиванию ее в глотку; поэтому добыча заглатывается целиком и поступает в кишечник лишь в сильно измятом виде, только со слегка поврежденными кожными покровами.

Если все отделы передней кишки у личинок Culicidae имеют хорошо развитую мускулатуру, сокращения которой могут протолкнуть заглоченную пищу дальше, то в средней кишке мускулатура развита у них настолько слабо, что перистальтические движения там практически отсутствуют и пища продвигается под влиянием давления вновь поступающих туда пищевых масс [2]. Кроме того, слабость развития мускулатуры не позволяет средней кишке растягиваться в ширину и длину. Поэтому крупная заглоченная добыча, попадая в среднюю кишку, может чисто механически повредить и даже прорвать ее стенки или закупорить кишечник. Слабо или вовсе неповрежденные хитиновые покровы добычи плохо проницаемы для пищеварительных соков. Поэтому даже мелкая добыча должна перевариваться далеко не полностью, не говоря о крупных объектах. Следствием этого является очень неполное усвоение заглоченной пищи, что характерно для всех растительноядных личинок Culicidae. Поэтому вполне естественным является образование мускулистого зоба для предварительной механической обработки заглоченной добычи, — первого по времени возникновения приспособления к условиям питания.

Однако такая предварительная механическая обработка пищи оказалась, вследствие отсутствия в зобе специальных жевательных образований, недостаточной для измельчения твердых хитиновых частей заглоченной добычи (например, головные капсулы и дыхательные трубки личинок комаров). Последние, попадая в среднюю кишку, легко могут повредить ее нежный эпителий и тонкие стенки. Перитрофическая мембрана не может тут являться надежной защитой, так как ее диаметр значительно меньше диаметра средней кишки, вследствие чего нерастяжимые и нежные ее стенки могут быть прорваны поступающими из зоба крупными кусками пищи.

Дальнейшая эволюция пошла по пути, который явился наиболее полным разрешением, как с механической, так и с физиологической стороны, вопроса пищеварения у личинок Chaoborinae применительно к особенностям и условиям их питания. Действительно, при необходимости заглатывания пойманной добычи целиком, образование на дне зоба, а на позднейшем этапе эволюции — на дне преджелудка особого ситовидного аппарата, пропускающего далее только жидкую пищу, и выведение через рот твердых непереваренных остатков, связанное с

образованием особого трубчатого соединительного отдела между передней и средней кишкой и с приобретением способности глоткой и пищеводом выворачиваться наружу, полностью разрешало механическую сторону вопроса. Перенесение пищеварения из средней кишки в зоб и связанные с этим дифференцировка преджелудка, превращение его и переднего отдела средней кишки в перекачивающий аппарат и редукция пилорического клапана были прямым следствием и последующим этапом эволюции пищеварительной системы у Chaoborinae, разрешившим вопрос наиболее полного переваривания заглоченной, но не могущей пройти дальше зоба, пищи. Наконец, особенности хода перитрофической мембраны в средней кишке и многократное перекачивание пищевой жидкости из зоба в среднюю кишку и обратно, удлиняющие срок пребывания пищи в кишечнике, способствовали наиболее полному всасыванию и усвоению переваренной пищи.

Кроме подсемейства Chaoborinae, хищные личинки встречаются, в пределах семейства Culicidae, в ряде родов подсемейства настоящих комаров — Culicinae. Нами было исследовано строение пищеварительной системы у хищных личинок Megarhinus и Lutzia, но никаких принципиальных отличий от ее строения у растительноядных форм нам найти не удалось. Ряд черт морфологии хищных личинок других, еще не исследованных в этом отношении родов подсемейства Culicinae позволяет с большой вероятностью предположить, что у них мы имеем то же самое. Подобное сходство является вполне естественным, если вспомнить, что в этом подсемействе переход личинок к хищному типу питания есть явление вторичное, несущее явные следы ранее бывшего, достаточно глубокого приспособления их к растениеядному или всеядному типу питания в условиях жизни в водной среде [9].

Возникает вопрос, почему в этих случаях, в процессе дальнейшего приспособления к хищному типу питания, не появилось никаких специальных изменений в строении и функции пищеварительной системы? При такой вторичной смене типа питания у личинок Culicinae органы активного улавливания пищи у растительноядных форм — верхняя губа и в некоторых случаях максиллы — видоизменяются в органы схватывания добычи. Функция мандибул — размельчение пищи — не только остается при этом прежней, но и значительно усиливается. Поэтому у хищных личинок Culicinae добыча попадает в кишечник в значительно более измельченном виде, чем у личинок Chaoborinae. Вследствие этого здесь отпадают функциональные предпосылки для возникновения каких-либо специальных приспособлений в строении пищеварительной системы, принципиально изменяющих тип ее функционирования. Кроме того, личинкам Culicinae свойственна значительно меньшая ширина замкнутого со всех сторон затылочного отверстия, что, при неподвижности склеритов заднего отдела головы, само по себе делает невозможным заглатывание целиком крупной добычи. Все эти обстоятельства являются косвенным подтверждением правильности высказанных нами в этой главе соображений о движущих причинах и порядке возникновения отдельных приспособлений в процессе эволюции пищеварительной системы у личинок Chaoborinae.

Выводы

Изученный in vivo у личинок Chaoborus crystallinus De Geer и свойственный всем личинкам Chaoborinae механизм пищеварения отличается следующими особенностями:

1. Заглоченная целиком, лишь со слабо поврежденными кожными покровами, добыча попадает в мускулистый зоб, где под влиянием мышечных сокращений происходит частичное выжимание из нее жидкостей ее тела.

2. Переваривание происходит в зобе, куда из средней кишки при помощи специальных приспособлений перекачиваются пищеварительные соки.

3. Жидкое содержимое зоба сквозь специальный фильтрующий ситовидный аппарат на дне преджелудка многократно перегоняется в среднюю кишку и обратно.

4. Непереваренные хитиновые остатки заглоченной добычи задерживаются ситовидным аппаратом в зобе и выводятся оттуда через рот путем выворачивания наружу глотки, пищевода, а иногда и переднего отдела зоба. Вывернутая наружу в виде хобота часть передней кишки вворачивается обратно путем заглатывания при участии ротовых органов.

5. Сразу же после принятия пищи начинается выделение перитрофической мембраны. Трубка перитрофической мембраны делает в средней кишке и ректальном расширении задней кишки глубокую петлю, что удлиняет срок пребывания в ней пищи и может рассматриваться как приспособление к более полному ее всасыванию и усвоению. Перитрофическая мембрана при дефекации понемногу выводится наружу и ее торчащий конец обрывается при помощи ректального аппарата.

6. Всасывание происходит преимущественно в среднем отделе средней кишки и отчасти в тонком отделе задней.

7. Весь процесс пищеварения длится от 3 до 5 часов. Нормально, при наличии пищи, ее схватывание и заглатывание может происходить в любое время, независимо от стадии переваривания ранее заглоченной добычи.

8. Особенности строения и функции пищеварительной системы у личинок Chaoborus являются в высокой степени специальным приспособлением к хищному типу питания в условиях жизни в водной среде.

9. Наиболее вероятной предпосылкой к возникновению этого приспособления в процессе эволюции следует считать питание личинок преимущественно крупной добычей при отсутствии специальных приспособлений к ее измельчению.

Литература

1. Akehurst C. S., Larva of Chaoborus crystallinus De Geer, Journ. Roy. microsc. Soc., 4, 1922.—2. Брук Р. М., К вопросу о питании личинок комаров. Труды Ленинградского об-ва естествоиспытателей, 60 (1), 1930.—3. Frankenburg G., Die Schwimmblasen von Corethra, Zool. Jahrb., Allg. Zool. u. Phys., 35 (4), 1915.—4. Frankenburg G., Verlagerung einer Schwimmblase in den ausgestülpten Pharynx bei der Larve von Corethra, Zool. Anz., 70 (3—6), 1927.—5. Frankenburg G., Die Rückstülpung des Pharynx bei der Larve von Corethra, Zool. Anz., 72, 1927.—6. Gelei J. V., Erwärmungskörper bei Wasserorganismen, Zool. Jahrb., Allg. Zool. u. Phys., 44 (3), 1928.—7. Leydig F., Anatomisches und histologisches über die Larve von Corethra plumicornis, Z. f. wiss. Zool., 3. 1851.—8. Мончадский А. С., Личинки комаров СССР, Изд. АН СССР, М.—Л., 1936.—9. Мончадский А. С., Эволюция личинок комаров и ее связь с эволюцией взрослых комаров в пределах семейства Culicidae, Изв. АН СССР, сер. биологическая, 4, 1937.—10. Мончадский А. С., К познанию личинок комаров (Diptera, Culicidae). 1 Личинка Cryophila lapponica Mart., Паразитологический сборн. Зоологического ин-та АН СССР, 7, 1939.—11. Stadtmann-Averfeldt H., Beiträge zur Kenntnis der Stechmückenlarven, Deutsche Ent. Z., 2, 1923.—12. Weismann A., Die Metamorphose der Corethra plumicornis, Z. f. wiss. Zool., 16 (1), 1866.

ON THF MECHANISM OF DIGESTION IN THE LARVAE OF CHAOBORUS (DIPTERA, CULICIDAE)

A. MONTSHADSKY

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR (Director E. N. Pavlovsky, Member of the Academy)

Summary

The mechanism of digestion studied in vivo in the larvae of Chaoborus crystallinus De Geer characterizes the larvae oi the subfamily Chaoborinae and may be distinguished by following peculiarities.

1. The gulped prey with but slightly hurt cuticle enters in the muscular crop where the liquid content is partly squeezed out of its body by muscle contraction.

2. Digestion takes place in the crop. The digestive juices are forced to it out of the midgut due to the special adaptations.

3. Fluids leaving the crop are filtrated through a peculiar sieve — like organ at the bottom of the glizzard into the midgut. Such an exchange of liquid content between the crop and the midgut proceeds repeatedly resulting in the most complete digestion of the food.

4. Indigested chitinous remains of the prey are stopped by the sieve-like organ inside the crop and discharged through the mouth by turning out the pharynx, oesophagus and the front part of the crop. Protruding part of the foregut is reverted to its former position being swallowed with the help of the mouth parts and the antennae.

5. Just after taking food the formation of the peritrophic membrane begins. Tube of the peritrophic membrane makes a long loop in the midgut what considerably prolongs the time of the food remaining in it. That may be considered as an adaptation to the more complete absorption of the digested food. Another loop is formed in the rectal ampule of the hindgut where the peritrophic membrane is found to be 3 hours after feeding, Later on the peritrophic membrane is thrown out little by little at the time of defecation and its tag protruding outwards is separated by the aid of the rectal organ.

6. Absorption takes place chiefly in the midgut and partly in the hindgut.

7. The whole process of digestion lasts from 3 to 5 hours. Catching and swallowing of food when present may generally take place in any time not depending on the state of digestion of the previously gulped prey.

8. Peculiarities in the structure and function of the alimentary system in the Chaoborus larvae are highly specific adaptation to the predatory type of feeding under the water conditions.

9. Feeding of the larvae chiefly on comparatively large prey together with lack of means to its mastication (and impossibillity to develop any masticatory structures within the process of subsequent evolution) is the most probable reason to the origin of the adaptation described above.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIV 1945 ВЫП. 2

ОБ ОСНОВНОМ ПЛАНЕ РИСУНКА КРЫЛА LEPIDOPTERA

Б. Н. ШВАНВИЧ

Ленинградский государственный университет

Установление того факта, что рисунок крыла Lepidoptera состоит из качественно различных компонентов, соединенных в несколько соподчиненных систем [10, 4], послужило началом многочисленных сравнительно-морфологических и экспериментальных исследований [13]. На одном из первых мест в этой области стоит проблема общего плана рисунка для всего отряда. В силу громадного количества и разнообразия относящихся сюда фактов работа естественно разбилась на этапы. Первоначально был выяснен общий план рисунка для обширной нимфалоидной группы семейств [10], затем некоторые компоненты этого плана были констатированы у Heterocera [4, 1]), затем были установлены общие планы для семейств Arctiidae [18], Saturnidae [3] и Lasiocampidae [9]. Ниже описываются результаты аналогичного изучения семейств голубянок (Lycaenidae) и парусников (Papilionidae) и намечаются некоторые черты общего плана рисунка для большей части отряда Lepidoptera.

1. Голубянки (Lycaenidae)

Голубянки принадлежат к крупнейшим группам Rhopalocera и отличаются большим богатством рисунка. На материале Зоологического института Академии Наук СССР удалось проследить эволюцию рисунка лиценид в 25—30 направлениях, которые охватывают преобладающую часть семейства и ведут свое начало от описываемого ниже прототипа. Таким образом основной план рисунка лиценид можно считать установленным. Все полученные для лиценид данные имеется в виду опубликовать отдельно, а здесь мы остановимся лишь на прототипе и на двух примерах его эволюции.

Прототип рисунка лиценид (рис. 1а) состоит из двух групп компонентов — стриальной и умбральной. К первой принадлежат три системы поперечных полос: наружная, медиальная и дискальная. Наружная система состоит из трех полос, обозначаемых, как первая, вторая и третья экстерны (E^1, E^2, E^3). Из них E^1 идет по наружному краю крыла, E^2 — отступя от него, E^3 — еще дальше. Все три полосы параллельны. Первая и вторая медиальные полосы составляют симметричную пару (M^1, M^2), пересекающую середину крыльев. Дискальных полос две; первая (D^1) окружает дискальные жилки, вторая (D^2) лежит проксимально от M^2, выходя при этом назад за пределы дискальной ячейки, а на заднем крыле также вперед. Все перечисленные образования гомологичны одноименным компонентам нимфалоидного прототипа. Последний отличается от такового лиценид присутствием характерных глазчатых пятен. Лицениды лишены их. «Глазки» например рода Lycaena имеют совершенно иную природу и возникают путем ячейковой фраг-

ментации преимущественно M^1 (см. ниже). Другим отличием является отсутствие у ликенид базальной полосы. Умбральные компоненты, или умбры (U), располагаются между стриальными. Они отличаются от последних расплывчатыми контурами и менее насыщенной пигментацией. Мы различаем оцеллярную умбру (oU), лежащую между E^3 и M^1. В ней находятся у нимфалид глазчатые пятна. Внутри медиальной системы лежит обширное умбральное поле, края которого обозначены, как первая и вторая медиальные умбры (mU^1, mU^2). И, наконец, промежуток между медиальной системой и основанием крыла занят базальной умброй, которая разделена полосой D^2 на первую и вторую базальные умбры (bU^1, bU^2).

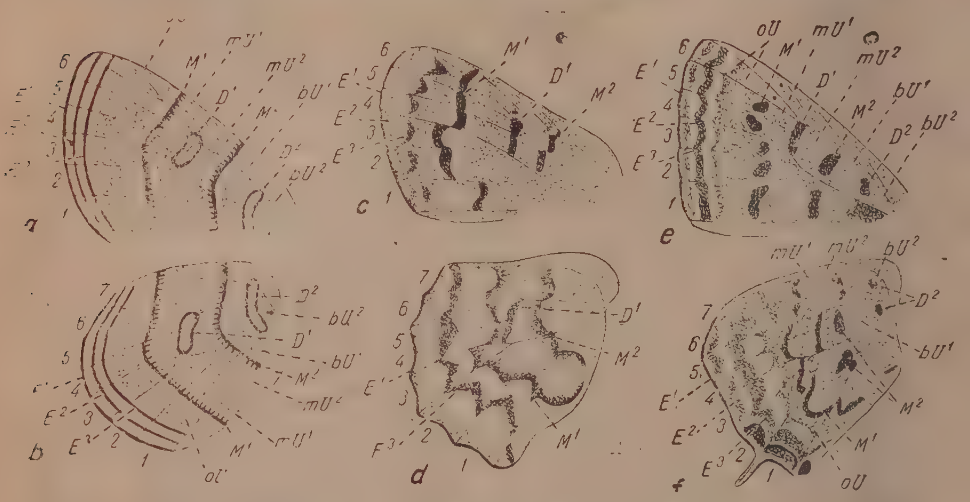


Рис. 1. Рисунок Lycaenidae: a, b — прототип рисунка, c—Thecla niphon, d — Satsuma frivaldskyi Ld., e, f — Chrysophanus virginiensis Edw.

Обозначения: B — базальная полоса или система (Basalis); bU — базальная умбра (Umbra basalis); bU^1, bU^2 — первая и вторая базальные умбры; D^1, D^2 — первая и вторая дискальные полосы (Discalia); E — экстерна (Externa); E^1, E^2, E^3 — первая, вторая и третья экстерны (Externae); eU — наружная умбра (Umbra externa); G — glauca (синяя полоса); iB — инфрабазальная полоса (infra basalis); M — медиальная система (Medialis); M^1, M^2 — первая и вторая медиальные полосы (Mediae); mU — медиальная умбра (Umbra medialis); mU^1, mU^2 — первая и вторая медиальные умбры; oU — оцеллярная умбра (Umbra ocellaris); R^1, R^2, R^3— первая, вторая и третья красные полосы (Rubrae); $R^2 1$, $R^2 4$ — постдискальный и дискальный отрезки R^2 resp.; r^0, r^1 — красные и желтые участки фона около G; U — умбра (Umbra). Цифры у края крыла означают номера ячеек. Косая штриховка означает красный и желтый цвета, перекрестная — синий

Каково осуществление прототипа в реальных рисунках? На переднем крыла Thecla niphon (рис. 1с) присутствуют M^1, M^2 и D^1 между ними. Достаточно выражены также E^1 и E^3, причем E^3 образует характерные для этой полосы ячейковые вогнутости. E^2 имеется, но слабо пигментирована. На заднем крыле Satsuma frivaldskyi (рис. 1 d) M^1 и M^2 выражены еще более типично и обнаруживают характерную центрипетальную расплывчатость. D^1, зубчатая E^3 и узкая E^1 также хорошо развиты, но E^2 отсутствует. Chrysophanus virginensis (рис. 1е) заметно отличается от прототипа главным образом тем, что M^1 и M^2 разделены на ячейковые фрагменты. Но зато он имеет отсутствующие у предыдущих видов постдискальный отрезок M^1 на переднем крыле и D^2 на обоих. E^2 заднего крыла, отсутствующая у Satsuma, хорошо выражена здесь. Вся умбральная система представлена у Chrysophanus полностью: присутствуют oU, mU^1, mU^2, bU^1 и bU^2. Таким образом компоненты прототипа ликенид, как это обычно бывает, распределены по нескольким родам и видам, которые, будучи взяты в совокупности, иллюстрируют достаточно полную его реализацию в пределах семейства.

Остановимся теперь на двух примерах эволюции рисунка у лиценид. Общеизвестный рисунок громадного рода Lycaena происходит путем фрагментации медиальных полос и возникает в пределах рода Thecla. Как Thecla sassanides (рис. 2 a), имеет непрерывную прототипическую M^1. У Th. lunulata (рис. 2 b) она разделилась на серповидные ячейковые фрагменты. Последние стали круглыми у Th. ledereri (рис. 2 c) и окружены каждый белым кольцом, которое отделяет их от

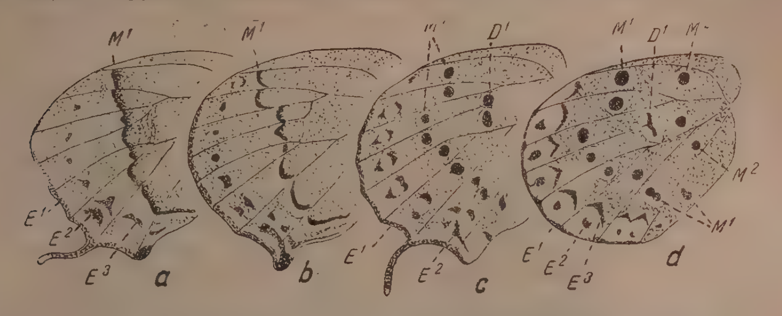


Рис. 2. Возникновение рисунка р. Lycaena путем фрагментации полос:
a — Thecla sassanides Koll., b — Thecla lunulata Ersch., c — Thecla ledereri Kind., d — Lycaena anteros Kind.

прилегающих умбр. Основные черты «лиценового» рисунка уже налицо, и типичная Lycaena anteros (рис. 2 d) отличается от Thecla ledereri меньше, чем эта последняя от Th. sassanides. M^2 и E^2 подвергаются аналогичной фрагментации, а ячейковые отрезки E^3 становятся вогнутыми.

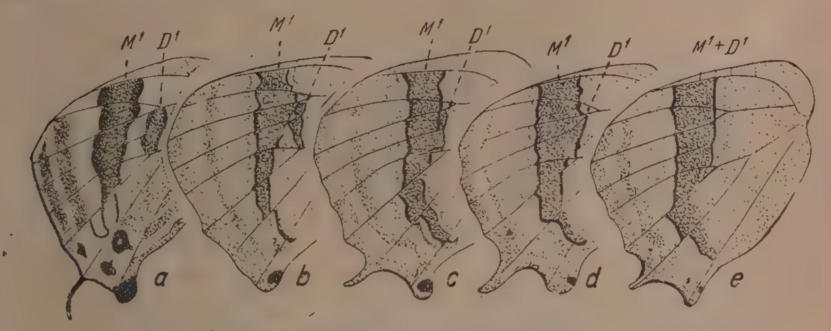


Рис. 3. Слияние полос D^1 и M^1. a — Thecla syla Koll., b, c, d, e — Thecla betulae L.

Крайне интересна эволюция, приводящая к рисунку Thecla betulae. У Thecla syla (рис. 3 a) M^1 на заднем крыле расширена, раздвоена и отделена от D^1 заметным промежутком. Указанные компоненты сблизились у Thecla betulae (рис. 3 b), так что передний конец D^1 прикасается к M^1. У другого экземпляра того же вида (рис. 3 c) контакт усилился, у третьего оба компонента полностью слились, но контур D^1 еще виден (рис. 3 d), и у четвертого D^1 бесследно «погрузилось» в M^1 (рис. 3 e). На переднем крыле M^1 и D^1 не обнаруживают тенденции к сближению и разделены широким промежутком. Целый ряд не менее глубоких модификаций прототипа имеет место у других представителей семейства.

2. Парусники (Papilionidae)

Среди парусников (Papilionidae) насчитывается всего 12 родов. Но, так как центральный род семейства Papilio очень богат видами, боль-

шей частью крупными и ярко окрашенными, то вся группа занимает среди Rhopalocera одно из первых мест. Рисунок рода Papilio изучался еще Эймером [17], который предложил для него схему из 11 поперечных полос. Однако Эймер, во-первых, не имел концепции о рисунке как системе, во-вторых, исходя из предвзятых соображений, он придал прототипическое значение формам типа Podalirius, не обратив внимания на другие действительно примитивные роды семейства. Его попытку установить общий план рисунка рода Papilio следует признать неудавшейся.

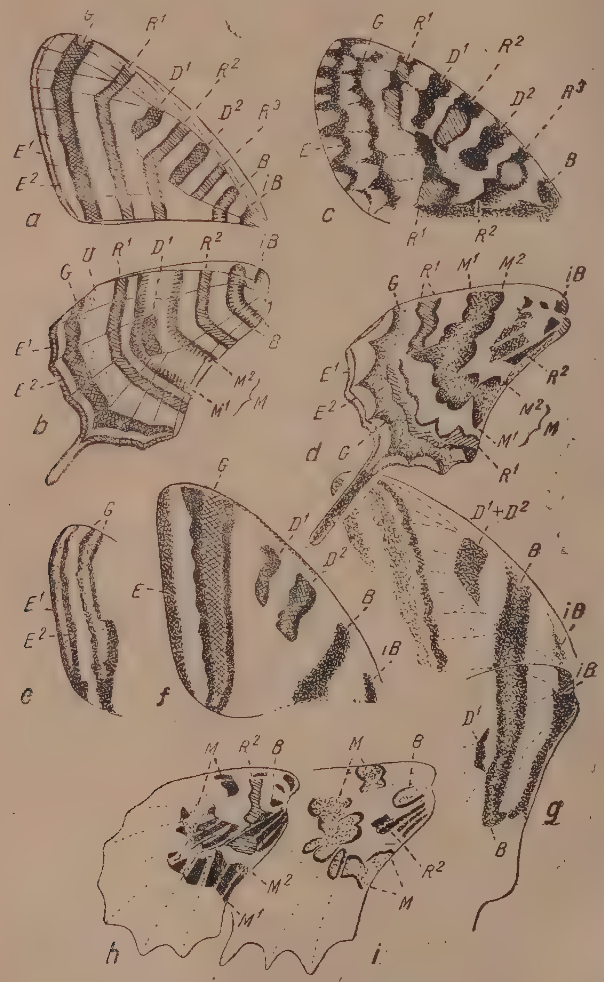


Рис. 4. Рисунок Papilionidae.

a, b — прототип рисунка, c — Thais rumina v. medesicaste Hb., d — Sericinus telamon., e — Luehdorfia puziloi Ersch., f — Papilio alexanor v. maccabaeus Stgr., g — Papilio pilumnus Boisd., h — Thais rumina L., i — Thais cerisyi v. deyrolleiOb. (обозначения см. рис. 1)

В отношении рисунка парусники связаны с другими, уже изученными группами Lepidoptera. Но, во-первых, эта связь ясна лишь у немногих представителей семейства. Во-вторых, она маскируется добавлением ряда компонентов, которые по своему характеру отличаются от всего, что имеется у других Lepidoptera. В-третьих, в этом семействе почти отсутствуют элементы криптической окраски и стереоморфизма [14, 15],

характерные для большинства Lepidoptera, и наоборот широко распространены демонстративные или телехроматические окраски [15], которые возникают путем меланизации полос и полей — процесс, уничтожающий стереоморфизм и маскирующий морфологическую природу затронутых им компонентов. В силу этих особенностей установление общего плана рисунка папилионид весьма трудно, и предлагаемый ниже прототип имеет предварительное значение.

Для рисунка парусников характерно раздвоение полос, которое в отличие от ликенид и нимфалоидов сопровождается присутствием ярко окрашенного промежутка внутри раздвоенных компонентов. У папилионид можно различить красную и синюю системы раздвоенных полос, которые обозначены на рисунках 4—7: первая — косой штриховкой, вторая — перекрестной.

В прототипе парусников [рис. 4 a, b] по краю крыла идут две экстерны E^1 и E^2, которые не отличаются от таковых нимфалоидов и ликенид. Вместо двух полос здесь часто бывает лишь одна, причем неясно, происходит ли это благодаря слиянию E^1 и E^2 или благодаря исчезновению одной из них. Такая полоса обозначается просто как Externa (E, рис. 4 f). Далее следует полоса, несомненно, гомологичная E^3 других семейств. Она, однако, приобретает особенно большое значение у папилионид, является одним из синих компонентов, будучи раздвоена синим цветом, и обозначена, как Glauca (G). К ней прилегает на заднем крыле небольшая умбра (U). К синим компонентам принадлежат также D^1 и D^2, которые гомологичны таковым нимфалид и при раздвоении иногда заполняются синим цветом. На заднем крыле D^2 не найдена. Медиальная система заднего крыла (M^1, M^2) весьма типична (13). Ярких цветов она не заключает, промежуток между ее половинками бурый. Так как она нередко ведет себя как один компонент, то мы обозначаем ее в целом через M. Близ основания крыла лежит базальная система (B), которая по структуре подобна медиальной, т. е. представляет собою как бы раздвоенную ленту. В силу своего положения она довольно коротка, и отдельные наименования ее половин излишни. Этот компонент, видимо, гомологичен базальной симметричной системе, описанной у пядениц Генке [2]. Перечисленные полосы имеются также и у других Lepidoptera. В промежутках между ними располагаются компоненты красной системы, или Rubrae. Каждый из них представляет собою полосу с красной срединой. На переднем крыле их четыре. Первая (R^1) проходит между Glauca и дискальной ячейкой, по линии, обычно занимаемой полосой M^1. Она, однако, не гомологична этой последней, ибо на заднем крыле одновременно присутствуют как R^1, так и M^1. Вторая Rubra (R^2) переднего крыла начинается между D^1 и D^2 и доходит до его заднего края, занимая место полосы M^2. Третья Rubra (R^3) лежит между D^2 и B. Она существует только в дискальной ячейке и лишена постдискального отрезка. Наконец, четвертая Rubra лежит в основании крыла. В виду ее несколько особого характера она обозначена как инфрабазальная (iB). Заднее крыло имеет на одну Rubra меньше, чем переднее. В основании его лежит инфрабазальная полоса, сходная с таковой переднего крыла. Rubra, проходящую между M^2 и B, мы считаем за вторую, допуская, таким образом, исчезновение R^3. Но так как на заднем крыле отсутствует D^2, то указанную гомологизацию нельзя считать окончательной. Несомненно лишь, что медиальная и красная системы могут вытеснять друг друга. На переднем крыле полностью представлена красная и исчезла медиальная, на заднем присутствует медиальная, но красная неполна.

Насколько соответствует описанный прототип реальным рисункам? У Thais medesicaste (рис. 4 c) переднее крыло имеет D^1, D^2, B и полный набор красных полос (R^1, R^2, R^3). Постдискальные отрезки R^1 и R^2

сдвинуты базипетально и отделились от своих передних частей, т. е. подверглись циереллизации [11]. Связь переднего и заднего отрезков, например R^2, наблюдается у Papilio podalirius (рис. 5 b). Симметричная структура *B* видна у Papilio pilumnus (рис. 4 g). Голубой цвет отсутствует на переднем крыле Thais medesicaste, но он имеется внутри *G*, D^1, D^2 у Papilio alexanor maccabaeus (рис. 4 f). У него же есть и *iB*, правда без красного цвета. Оба указанных представителя имеют простую *E*. Однако у Luehdorfia puziloi (рис. 4 e) присутствуют отдельные E^1 и E^2. Заднее крыло Sericinus telamon (рис. 4 d) весьма близко к прототипу в средней и в периферической частях. Оно имеет типичную медиальную систему (*M*) с резко выраженной симметрией (M^1, M^2), характерные R^1, E^1, E^2 и широкую *G*. Последняя лишена голубого цвета на нижней стороне крыла, но он присутствует на верхней стороне, тогда как на нижней он есть у Papilio xuthus (рис. 6 b). Что касается проксимальных компонентов заднего крыла, недостаточно типичных у Sericinus, то R^2 хорошо выражена у Thais rumina (рис. 4 h), а базальная полоса (*B*) у Thais deyrollei (рис. 4 i), где ясно видно структурное сходство с медиальной системой (*M*), и у Papilio pilumnus (рис. 4 g). Компонент, который, повидимому, можно считать за инфрабазальный (*iB*), имеет красный пигмент у Sericinus (рис. 4 d). Отдельная умбра имеется у американского Papilio telamonides (*U* на рис. 5d). Таким образом большинство компонентов прототипа обнаруживается у отдельных представителей семейства в достаточно типичном виде.

Прототип рисунка парусников отличается от таковых голубянок и нимфалоидов прежде всего отсутствием медиальной системы на переднем крыле. Это является далеко идущей специализацией, ибо данная система свойственна большинству крупных групп Lepidoptera. Но так как и в этих группах она нередко подвергается частичной или полной редукции, а в то же время на заднем крыле папилионид она существует, то данный отрицательный признак не является принципиальным. Более важно появление у папилионид красной системы полос. Она совершенно своеобразна и в таком виде не свойственна другим семействам Lepidoptera. Как уже указано, ее нельзя гомологизировать с медиальной системой. Поскольку она лежит в промежутках между дискальными и медиальными компонентами, ее положение отвечает таковому умбр, например, лиценид. С другой стороны, у пядениц и у сфингид полосы умбрального происхождения иногда подразделяются вдоль на две половины. Но какие-либо яркие цвета внутри подразделенных полос при этом не появляются. В общем, однако, красную систему папилионид вряд ли можно рассматривать иначе, как высокоспециализированное производное умбральных полос. Она является одной из важнейших особенностей семейства, и следует подчеркнуть, что приобретенный ею стриальный характер выражен не менее сильно, чем в настоящих прототипических полосах.

Рассмотренный прототип подвергается многочисленным модификациям в реальных рисунках. Иногда они довольно просты. Например, у Parnassius (рис. 6 c, d) сильно редуцирована красная система. На переднем крыле она представлена немногими остатками R^1, тогда как R^2 и R^3 полностью отсутствуют. На заднем крыле R^1 образует два характерных крупных глазчатых пятна с красной серединой и белым центром каждое, и пятна меньшего размера в задних ячейках. Кроме того сохраняется R^2. Из прочих полос следует отметить прекрасно выраженные D^1 и D^2 на переднем крыле, широкие, но слабо пигментированные *E* и *G* на обоих крыльях, *B* на переднем крыле и остаток *M* на заднем. У некоторых видов *G* дает на заднем крыле вторую серию глазчатых пятен, центрированную голубым (P. charitonius).

Центр тяжести семейства, однако, лежит в роде Papilio. В этом по-

следнем намечаются две группы рисунков: подалироидная и махаоноидная. Подалироидная характеризуется сохранением красной системы и своеобразной утратой красной зоны переднего крыла, т. е. части крыловой поверхности. Так на переднем крыле Papilio podalirius v. feisthamelii (рис. 5 a) имеется E, раздвоенная G и типично раздвоенные D^1 и D^2. Как установил еще Зюфферт [4], R^1 и R^2 подверглись пиерелизации, а именно задний отрезок R^1 отделился от переднего и сместился на геометрическое продолжение D^1, а задний отрезок R^2 ($R^2 1$)



Рис. 5. Генезис подалироидного рисунка:

a — Papilio podalirius v. feisthamelii Hopff., b — Papilio podalirius v. podalirinus Ob., c — Luehdorfia puziloi Ersch., d — Papilio telamonides. Пунктир показывает атрофирующуюся зону куколочного крыла

сместился на продолжение полосы R^3. В то же время передний отрезок R^2 атрофировался. Однако у Papilio podalirius v. podalinus (рис. 5 b) он сохранился ($R^2 4$) и соединен с постдискальным посредством широкого темного поля. Базальная полоса нормальна (B). На заднем крыле изменения более сложны и становятся понятны при сравнении с Luehdorfia (рис. 5 c). Рисунок последней по составу близок к таковому Sericinus. Разница состоит главным образом в том, что у Luehdorfia G разделилась на ячейковые отрезки, а медиальная система меланизирована и потому утратила стереоморфную структуру. Подалироидный Papilio telamonides (рис. 5 d) отличается от Luehdorfia, во-первых, тем, что R^1, которая у Luehdorfia прилегает к умбре на всем протяжении, кроме переднего конца, сохранила этот контакт лишь в трех задних ячейках, а в прочих отделилась от нее и присоединилась к сузившейся M. Во-вторых, G, сохранившая свой синий цвет лишь в трех задних ячейках, лежит почти на краю крыла. Отсюда можно заключить, что у Telamonides исчезла та часть края крыла, на которой у Luehdorfia находятся E и широкий промежуток между E и G. Сходное исчезновение краевой зоны было предположено у рода Haetera

на основании соотношений в рисунке [12], а фактическая ее атрофия при развитии куколки установлена как раз у Papilio podalirius [6]. Рисунок заднего крыла Papilio podalirius отличается от Telamonides лишь в деталях. От описанного основного подалироидного рисунка начинается несколько направлений эволюции в американской и индо-малайской фаунах. Сюда же примыкают формы типа Papilio sarpedon.

Махаоноидные рисунки характеризуются почти полной потерей красной системы (рис. 6 a, b). Из нее лишь иногда сохраняется инфрабазальная полоса (рис. 4 f). Однако же исчезновение не бесследно, ибо, например, у типичного в этом отношении Papilio xuthus (рис. 6 b) на заднем крыле по обеим сторонам Glauca лежат рыжевато-красные пятна (r^0, r^1), которые можно трактовать как остатки R^1, проникшие

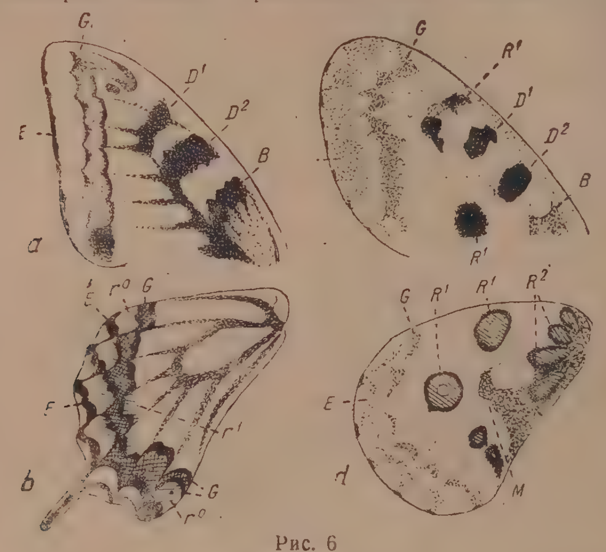


Рис. 6

a — Papilio machaon L., b — Papilio xuthus v. xuthulus., c, — Parnassius nomion v. virga Schauf

«сквозь нее» в наружную зону крыла. Атрофия этой зоны, характерная для подалироидов, здесь не имеет места. С другой стороны, для махаоноидов типично развитие продольных компонентов, которые нередко сопровождают почти все жилки (рис. 6 a, b). На переднем крыле P. machaon (рис. 6 a) прекрасно развиты D^1, D^2 и B, причем два последних компонента сдвинуты базифугально. Papilio xuthus и близкий к нему Machaon являются примитивными махаоноидными формами. От них происходят рисунки таких типов, как Papilio thoas, agavus, aeneas, demolion, coon, dasarada, paris, ulysses и др., которые крайне различны и возникают каждый своим путем. Относящийся сюда материал имеется в виду опубликовать отдельно, здесь же в качестве примера укажем на Papilio erechteus (рис. 7), который по общему виду отличается от Machaon очень сильно, но морфологические отличия невелики и сводятся к тому, что на переднем крыле исчезла G, а сохранившиеся E, D^1 и B бледны, тогда как на заднем имеются сильно развитые, широкие E и G, разделенные красными ячейковыми промежутками (r^0), и бледная B.

3. Общий план рисунка крыла Lepidoptera

Если прототипы нимфалоидов и лиценид близки, то папилиониды соединены с ними через посредство немногих примитивных форм, тогда

как главные пути эволюции папилионид связаны с компонентами, которые у нимфалоидов и ликенид либо отсутствуют (Rubrae), либо имеют иной характер и меньшее значение (третья Externa — Glauca). Тем не менее экстерны, медиальная и дискальная системы являются общими для всех этих трех обширных групп, охватывающих значительно больше половины всех Rhopalocera. Несомненно ту же основу рисунка имеют и почти неизученные Erycinidae и Hesperidae; широко известные Heliconidae являются в отношении рисунка специализированной ветвью нимфалид, и вопрос не ясен лишь в отношении пиерид и данаид с их сильным телехроматизмом. Что касается до Heterocera, то медиальная система и первая дискальная полоса описаны у таких крупных групп, как медведицы [8], сатурнии [3] и пиралиды [7]. Они имеются также у

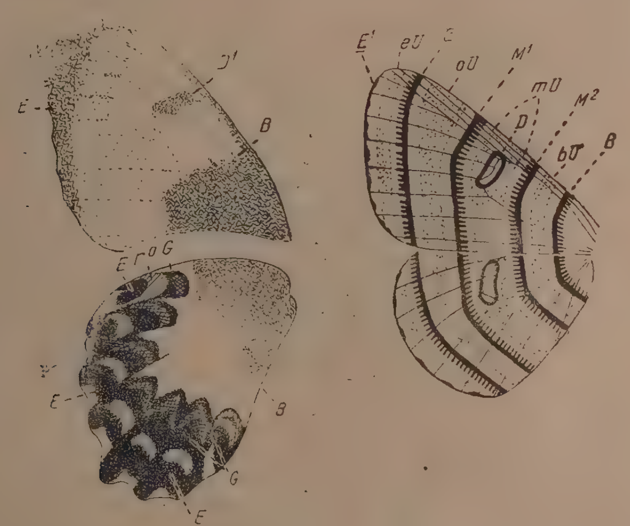


Рис. 7. Papilio erechteus Don.

Рис. 8. Общий прототип рисунка крыла Lepidoptera

бражников и совок [4, 5, 6]), лазиокампид [9], нотодонтид (Шванвич, неопубл.) и др. В высшей степени типична медиальная система пядениц [1, 2]. Из крупных групп Heterocera совсем или почти не затронуты исследованием Hepialidae, Tortricidae, Tineidae, Noctuidae, Castniidae, Zygaenidae и Syntomidae. Однако даже вместе с пиеридами и данаидами они не составляют большинства отряда. Поэтому уже сейчас можно наметить контуры общего плана рисунка крыла Lepidoptera.

Он (рис. 8) слагается из поочередно расположенных стриальных и умбральных компонентов. Середину крыла занимает медиальная система (M^1, M^2) с первой дискальной полосой (D^1) внутри. В основании крыла лежит базальная полоса (*B*), которая представляет собою дистальную половину симметричной системы, тогда как ее проксимальную половину мы не вводим в данный прототип, так как она встречается лишь у немногих форм [сфингиды (Шванвич, неопубл.), папилиониды, пяденицы]. Обратное положение имеет место в отношении полосы *E*, лежащей на периферии крыла. Она, судя по ее стереоморфной структуре, представляет собою проксимальную половину симметричной системы, но соответствующая дистальная половина пока не обнаружена. Этот компонент, повидимому, соответствует третьей экстерне (E^3) Rhopalocera, но для окончательной гомологизации нужно еще специальное исследование. Наконец, по краю крыла идет узкая полоса *E*, которая у многих Heterocera представлена интервенозными пятнами. В промежутках между

перечисленными полосами лежат четыре умбры, наружная (eU), оцеллярная (oU), медиальная (mU) и базальная (bU). В таком виде общий прототип довольно близок к состоянию, наблюдаемому у некоторых пядениц (Euchera rectificata) и бражников (Ptepogon gorgoniades). Несколько менее полно его воспроизведение у лазиокампид (Trichiura crataegi) и нотодонтид (Gluphisia grenata). С другой стороны, у бражников встречается более полный состав базальной системы, которая у Daphnis имеет также и проксимальную половину. Наоборот, у сатурний базальная система слабо представлена, но зато их наружная зона подвергается сильным усложнениям. Уклонения от данного прототипа у Heterocera чрезвычайно многочисленны и сообщают каждой группе ее характерные черты. Но среди множества уклоняющихся от него форм в большинстве семейств встречаются представители, близкие к нему, что придает ему значение объединяющей схемы.

Что касается Rhopalocera, то все изученные их семейства отличаются от общего прототипа прежде всего развитием дискальной системы, которая кроме полосы D^1 имеет также полосу D^2, не обнаруженную до сего времени у Heterocera. Кроме того для Rhopalocera характерно присутствие трех сходных экстерн. Если две периферические полосы общего прототипа отвечают полосам E^1 и E^3 Rhopalocera, то быть может E^2 происходит из его наружной умбры (eU). Соколов [8] гомологизирует три экстерны медведиц таковым Rhopalocera. Вопрос, однако, требует специального изучения. В отношении отдельных групп Rhopalocera надо сказать, что громадный комплекс нимфалид и родственных семейств отличается присутствием в оцеллярной умбре глазчатых пятен. Последние представляют собою новообразования. Лицениды обнаруживают наибольшую близость к общему прототипу, тогда как для примитивных и подалироидных папилионид наиболее характерно превращение части умбр в красную систему полос.

Рисунки Lepidoptera, которые схематизированы в общем прототипе, являются в своем большинстве криптическими. Принцип стереоморфизма, лежащий в основе их структуры, проявляется не только у чешуекрылых, но и у других насекомых (как, например, саранчевые), а также у птиц, рептилий и других криптических позвоночных. Таким образом общий прототип рисунка Lepidoptera подчинен общим законам криптизма. С другой стороны, как у Rhopalocera, так нередко и у летающих днем Heterocera, на тех поверхностях крыльев, которые открыты при активном состоянии насекомого, развиваются телехроматические рисунки, обычно состоящие из меланизированных полей, прорезанных немногими крупными ярко окрашенными пятнами. Этот тип рисунка, отличаясь коренным образом от криптического по своему биологическому значению, является, однако, в очень многих случаях его морфологическим производным и следовательно происходит от того же общего прототипа рисунка Lepidoptera.

Резюме

Прототип рисунка Lycaenidae (рис. 1 a, b) слагается из трех экстерн (E^1, E^2, E^3), медиальной системы (M^1, M^2), двух дискальных полос (D^1, D^2) и серии умбр, чередующихся с указанными полосами (oU, mU^1, mU^2, bU^1, bU^2). Thecla и Satsuma (рис. 1 c, d) имеют прототипические E^3, M^1, M^2 и D^1, Chrysophanes (рис. 1 e),— прототипические E^1, E^2 и умбры.

В пределах семейства прототип подвергается многочисленным модификациям. Например у Thecla (рис. 2 a, b, c) M^1 делится на ячейковые фрагменты, что приводит к характерному рисунку рода Lycaena (рис. 2 d), а у Thecla betulae D^1 вступает в контакт с M^1 (рис. 3 b) и полностью сливается с ней (рис. 3 c, d, e).

В прототипе рисунка Papilionidae (рис. 4 a, b) имеется две экстерны, тогда как третья раздвоена синим и названа Glauca (G). Система M^1, M^2 есть только на заднем крыле, D^1 на обоих, D^2 только на переднем. Кроме того есть симметричная базальная полоса (B) на обоих крыльях и U на заднем. Особенностью является система красных полос (Rubrae — R^1, R^2, R^3, iB), раздвоенных красным цветом и чередующихся с ранее перечисленными.

В реальных рисунках можно видеть на переднем крыле R^1, R^2, R^3 (рис. 4 c), E^1, E^2 (рис. 4 e), iB, типичную G (рис. 4 f) и B (рис. 4 g), на заднем крыле E^1, E^2, G, R^1, M^1, M^2, iB (рис. 4 b), R^2 (рис. 4 h) и B (рис. 4 i).

В пределах семейства прототип подвергается многочисленным модификациям. Для Parnassius (рис. 6 c) характерно сильное развитие D^1 и D^2 на переднем крыле, сохранение R^2 в виде ячейковых фрагментов, глазчатых на заднем крыле, бледность E и G, рудиментация M, сохранение B на переднем и R^2 на заднем крыле, исчезновение R^2 и R^3 переднего крыла.

В рисунках Papilio podalirius и сходных переднее крыло (рис. 5 a, b) характеризуется пиерелляизацией R^1 и R^2, частичной атрофией R^2 и сохранением R^3. На заднем краевая зона крыла в фазе куколки атрофируется, в силу чего исчезает E, а G становится краевым компонентом (рис. 5 c, d); кроме того R^1 придвигается вплотную к M.

В махаоноидных рисунках (рис. 6 a, b) все три R переднего крыла редуцируются, тогда как на заднем от них сохраняются красные или желтые участки фона (r^0, r^1), по обе стороны G. От этого типа происходят рисунки многих экзотических Papilio. Например у P. erechteus (рис. 7) сильно развиты E и G заднего крыла, а прочие компоненты бледны или отсутствуют.

Данные по морфологии рисунка вышеуказанных и некоторых других семейств, в общем составляющих большинство отряда, позволяют наметить общий прототип рисунка крыла Lepidoptera (рис. 8). В него входят симметричная медиальная система (M^1, M^2) с полосой D^1, полоса B, которая является дистальной половиной базальной симметричной системы, полоса E (E^3?), которая, повидимому, является проксимальной половиной краевой симметричной системы. По краю крыла идет полоса E^1. С перечисленными полосами чередуются умбры (eU, oU, mU, bU). К общему прототипу наиболее близки некоторые Geometridae и Sphingidae и ряд других Heterocera. У некоторых из них базальная система представлена обеими половинами, напоминая папилионид. У изученных семейств Rhopalocera, в отличие от общего прототипа, во-первых, присутствует D^2, во-вторых, его eU возможно дала начало их E^2, а его E повидимому гомологична их E^3. Нимфалоидные семейства отличаются появлением глазчатых пятен внутри oU, папилиониды — превращением умбр в красную систему.

Общий прототип объединяет преимущественно криптические рисунки Lepidoptera. От них, с одной стороны, происходят телехроматические рисунки дневных форм; с другой стороны, лежащий в их основе принцип стереоморфизма характерен для криптических окрасок как других насекомых, так и позвоночных.

Литература

1. Henke K., Ueber die Variabilität d. Flügelmusters bei Larentia sordidata F. u. einigen anderen Schmetterlingen, Z. Morph. Oek. Tiere, 12, 1928.—2. Henke K., Zur vergleichenden Morphologie des zentralen Symmetrie-System auf dem Schmetterlingsflügel, Biol. Zentr., 53, 1933.—3. Henke K., Versuch einer vergleichenden Morphologie des Flügelmusters der Saturniiden, N. Acta Leop., N. F. 4, 1936.—4. Süffert F., Zur, vergleichenden Analyse der Schmetterlingszeichnung, Biol. Zentr., 47, 1927.—5. Süffert F.

Morphologische Erscheinungsgruppen in der Flügelzeichnung der Schmetterlinge, insbesondere die Querbindenzeichnung, Roux Arch. Entw., 120, 1929.—6. Süffert F., Die Ausbildung des imaginalen Flügelschnittes in der Schmetterlingspuppe, Z. Morph. Oekol. Tiere, 14, 1929.—7. Kühn A. u. Henke K., Genetische und entwicklungphysiologische Untersuchungen an der Mehlmotte Ephestia Kühniella Zeller., Abh. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-Phys. Kl., N. F. 15, 1929.—8. Sokolov G. N., Die Evolution der Zeichnung der Arctiidae, Zool. Jahrb. Anat., 61, 1936.—9. Соколов Г. Н., Эволюция рисунка У Lasiocampidae, Тр. Гос. Всеросс. энтом. общ. (печ.).— 10. Schwanwitsch B. N., On the ground plan of wing-pattern in Nymphalids and certain other families of the Rhopalocerous Lepidoptera, Proc. Zool. Soc., London, 1924.—11. Schwanwitsch B. N., On a remarkable dislocation of the components of the wing-pattern in the Satyrid genus Pierella, Entomologist, 58, 1925.—12. Schwanwitsch B. N., Studies upon the wing-pattern of Pierella and related genera of South American Satyrid butterflies, Z. Morph. Oek. Tiere, 10, 1928.—13. Шванвич Б. Н., Новейшие экспериментальные исследования рисунка бабочек и их морфологические основы, Успехи современной биологии, 6, 1937.—14. Шванвич Б. Н., О стереоэффекте покровительственных окрасок у чешуекрылых, Доклады Ак. Наук СССР, 21, 1938.—15. Шванвич Б. Н., О замечательной имитации сухого листа у бабочек из р. Zaretes, Зоологический журнал, 19, 1940,—16. Шванвич. Б. Н., Новый метод изучения покровительственной окраски и дарвинизм, Природа, № 2, 1941.—17. Eimer Th., Orthogenesis der Schmetterlinge, 1897.

ON THE GROUND PLAN OF THE WING-PATTERN OF LEPIDOPTERA

B. N. SCHWANWITSCH

State University of Leningrad

Summary

The Lycaenid prototype (Fig. 1a, b) consists of three Externae (E^1, E^2, E^3), a Medial system (M^1, M^2), two discal stripes (D^1, D^2) and a system of Umbrae placed between the indicated stripes (oU, mU^1, mU^2, bU^1, bU^2). Thecla niphon and Satsuma frivaldskyi (Fig. 1c, d) show prototypical E^3, M^1, M^2 and D^1; Chrysophanus virginiensis exhibits prototypical E^1, E^2, D^2 and Umbrae (Fig. 1e, f).

The prototype undergoes a great number of modifications in the family. E. g. in Thecla species a fragmentation of M^1 into cell-portions takes place (Fig. 2a, b, c) which results in a pattern typical of the genus Lycaena (Fig. 2d), while in Thecla betulae D^1 and M^1 are put in contact (Fig. 3, 6) that leads to a total fusion of the two (Fig. 3c, d, e).

In the prototype of the wing-pattern of Papilionids (Fig. 4a, b) there are two Externae (E^1, E^2) while the third one being splitted by blue is named Glauca (G). The system of M^1 and M^2 is present only on hind wing, D^1 on both wings, D^2 only on forewing. Besides this a summetrical basal stripe (B) is present on both wings and U on hind one. A salient character of the prototype is the presence of the system of red stripes (Rubrae — R^1, R^2, R^3, iB) which are splitted by red and located in the interspaces between the above named components.

In the real patterns there are to be seen on forewing R^1, R^2, R^3 (Fig. 4c), E^1, E^2 (Fig. 4e), iB and typical G (Fig. 4f) and B (Fig. 4g), on hindwing E^1, E^2, G, R^1, M^1, M^2, iB (Fig. 4d), R^2 (Fig. 4h) and B (Figs. 4i, g).

The prototype undergoes numerous modifications in the family. In Parnassius (Fig. 6c, d) D^1 and D^2 are well pronounced on forewing, cell fragments, ocellar on hind wing, are left of R^2; E and G are scantily pigmented, rudimentary M is present on hindwing, B is seen on forewing and R^2 on hindwing, while R^2 and R^3 have disappeared from forewing.

The forewing of Papilio podalirius type (Fig. 5a, b) shows pierellisation of R^1 and R^2 and partial atrophy of R^2 but its R^3 is pronounced; on hindwing (1) the marginal zone undergoes atrophy in the pupal phase,

which results in the disappearance of E while G comes to lie on the wing margin (Fig, 5c, d); (2) R^1 is dislocated and adheres M.

In the machaonoid patterns (Fig. 6a, b) all the three forewing R undergo degeneration, while red or yellow markings are left of them on hindwing (r^0, r^1) located on both sides of G. A number of exotic Papilio patterns may be derived from the above type. E. g, in P. erechteus (Fig. 7) E and G are very pronounced on hindwing while the remaining components are either pale or wanting.

The results of the study of the enumerated and some other families representing in their whole a majority of moths and butterflies allow to outline a general prototype of the wing pattern of Lepidoptera (Fig. 8). It consists of the symmetrical Medial system (M^1, M^2) with D^1 in it, the stripe B representing the distal half of the basal symmetrical system and the stripe E (E^3?) seemingly representing the proximal halhalf of a marginal symmetrical system. Besides this the stripe E^1 passes along the wing margin and several Umbrae (*eU*, *oU*, *mU*, *bU*) fill up the interspaces between the above stripes. Some of the Geometrid, Sphingid and other moths stand close by the general prôtotype. The basal system shows both its halves in some of them thus resembling Papilionids. As compared to the general prototype all the Rhopaloerous families studied (1) show presence of B^2 and (2) its *eU* and E possibly correspond to their E^2 and E^3 resp. Typical of the Nymphaloid families is the presence of eye-spots in *oU*, while from the Umbrae of Papilionidae the red system has evolved.

The general prototype is primarily that of the cryptic patterns of Lepidoptera. The latter, on the one hand, give origin to the telechromatic patterns of diurnal forms, on the other, the principle of stereomorphism which underlies them is also typical of the cryptie coloration of other Insect orders and that of Vertebrata.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIV 1945 ВЫП. 2

ПЛОТНОСТЬ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПИЩИ КАК ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ РАЗМЕРЫ РАЦИОНА РЫБ

В. С. ИВЛЕВ

ВНИРО

I. Влияние плотности популяции жертв на рацион хищника

Экологическое взаимодействие двух видов, осуществляемое в природе наиболее часто в виде системы хищник → жертва, за последние годы послужило предметом обширных исследований, как в части накопления эмпирического материала, полученного в природных и в экспериментальных условиях, так и со стороны теоретического, главным образом математического анализа явления. Вместе с тем следует признать, что закономерности отношений даже в предельно упрощенной системе, состоящей из двух популяций, где одна популяция служит пищевым материалом для компонентов другой, в значительной части остаются не разъясненными и даже просто выпавшими по тем или иным причинам из круга проблем, уже подвергнутых изучению.

Одним из таких вопросов является количественный анализ закономерностей, определяющих размер рациона хищника в зависимости от плотности популяции жертв. Нетрудно убедиться, что, примыкая непосредственно к анализу взаимодействия двух видов, разработанному Лотка (Lotka [7]), Вольтерра (Volterra [10, 11]) и Гаузе [4, 5], эта задача не решается с позиций указанных исследователей. Как известно, в основе теории взаимодействия двух видов, разрабатываемой перечисленными авторами, лежит перенесенный Вольтерра в теоретическую экологию принцип частоты столкновений, нашедший широкое применение в кинетической теории газов и других физических явлениях. Согласно этому принципу, успешность охоты, т. е. количество потребленных хищником жертв, будет пропорционально произведениям численностей обеих популяций. Приняв же численность одной популяции, именно популяции хищников, константной, получим, что успешность охоты должна быть пропорциональна степени концентрации жертв.

Если это положение и может осуществляться в некоторых условиях, например в системе, существующей длительный отрезок времени и охватывающей значительное число поколений как хищников, так и жертв (Северцов [9]), или при некоторых дополнительных моментах (Гаузе [4, 5]), то в качестве основного принципа, определяющего успешность охоты отдельного индивидуума, протекающей, как правило, в сравнительно узких временных границах, следует принять какой-то иной исходный тезис, ближе отображающий реальное существование организма в природных условиях.

При анализе разбираемого явления, оценивая количественную зависимость размера рациона хищника, мы в качестве отправной точки принимали факт максимального, предельно возможного рациона, ограничивающего интенсивность охоты и определяемого конституционными осо-

бенностями хищника. Иными словами, реальный рацион хищника за некоторый отрезок времени будет приближаться, в зависимости от степени нарастания благоприятных условий, к некоторой предельной величине, выше которой он не поднимется ни при каких обстоятельствах и которая соответствует физиологическому состоянию полной насыщенности. Отсюда математическая интерпретация данной закономерности примет форму, получившую достаточно широкое распространение в количественной биологии и физической химии [1]. Если размер максимального рациона принять равным R, то связь между величиной реального рациона (r) и плотностью популяции жертв (p) должна быть пропорциональна разности между максимальным и реальным рационами и выражаться уравнением:

$$\frac{dr}{dp} = \xi^{(R-r)},$$

интегрируя которое, получим:

$$r = R\,(1 - e^{-\xi p}).$$

Для проверки этих общих представлений были поставлены три серии опытов с различными биологическими системами.

Техника опытов заключалась в следующем. В больших кюветах совершенно равномерно распределялся пищевой материал, причем плотность последнего возрастала от минимальной, принятой за единицу, до десятикратного размера. Затем в каждую кювету вносилось 5 мальков того или иного вида рыб и производился подсчет — путем непосредственного наблюдения — количества проглоченных объектов. После 1,5—2 часов мальки вскрывались и для контроля подсчитывалось число пищевых объектов, оказавшихся в кишечниках. До опыта мальки в течение 18—20 часов не получали пищи. Заметим, что непосредственный подсчет давал, как правило, лучшие результаты, чем анализ содержимого кишечника. Каждый опыт для данной плотности корма повторялся дважды.

Опыты проведены со следующими системами:

I. Cyprinus carpio → неживой корм (денатурированная икра леща).

II. Rutilus rutilus caspicus → Larvae Chironomidae.

III. Alburnus alburnus → Daphnia pulex.

Таблица 1

Плотность пищевых объектов (p)	Рационы I серии (r_1) в мг	Рационы II серии (r_2) в мг	Рационы III серии (r_3) (в мг)
1	96,8	75,8	35,1
2	150,0	121,4	47,2
3	203,1	143,7	64,4
4	229,3	171,8	77,0
5	254,1	183,2	76,2
6	265,4	191,9	81,5
7	264,8	178,8	92,3
8	281,9	190,0	89,3
9	292,0	201,6	90,2
10	291,3	198,9	83,0

В табл. 1 даны средние величины рационов, полученные в результате опытов для всех трех серий. Те же величины приведены на рис. 1. Поскольку было трудно совершенно точно подобрать пищевые объекты

[1] Мономолекулярные реакции, закон Митчерлих-Бауле [3], закон Вебера-Фехнера [8] и др.

равной величины, размер рациона выражен в виде весовых показателей.

Основное уравнение:

$$r = R\,(1 - e^{-\xi p})$$

удобнее переписать в следующем виде:

$$r = R\,(1 - 10^{-\varkappa p}),$$

заменив натуральные логарифмы десятичными и соответственно изменив коэфициент.

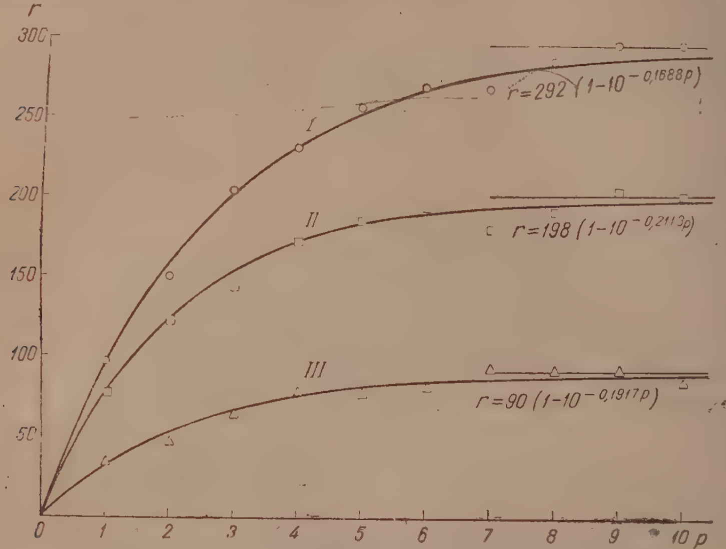


Рис. 1. Зависимость размеров рациона от плотности пищевого материала в трех различных биологических системах

Полученные эмпирические данные позволяют с достаточной точностью определить размеры максимального рациона (R) для каждой системы и затем найти коэфициенты ($\varkappa$).

Таблица 2

№ системы	Характер системы	Средний вес рыбы в мг	Максимальные рационы (R) в мг	$\varkappa$
I	Cyprinus carpio → неживой корм	1 349	292,0	0,1688
II	Rutilus rutilus caspicus → Larvae Chironomidae . . .	1 326	198,0	0,2113
III	Alburnus alburnus → Daphnia pulex	673	90,0	0,1917

Численные значения этих элементов даны в табл. 2, а также в виде окончательных уравнений, с подставленными значениями R и $\varkappa$ на рис. 1. Изображенные здесь кривые вычерчены на основании приведенных уравнений, причем асимптотами являются величины R.

Как следует из этих экспериментально полученных данных, сделанные предположения о характере зависимости размеров рациона от плотности пищевого материала нашли достаточно удовлетворительное эмпирическое подтверждение. Различные по типу биологические системы, в которых самый характер охоты варьирует от почти пассивного «сбора» неподвижного корма (серия I) до ловли активно движущихся жертв (серия III), дают совершенно сходную картину, математическое

выражение которой полностью определяется значением входящих в уравнение параметров.

II. Влияние характера распределения пищевого материала на рацион хищника

При попытке выяснить количественную сторону зависимости размеров рациона хищника от плотности популяции жертв мы натолкнулись на следующее явление. Если пищевой материал распределен достаточно равномерно, он используется с одной интенсивностью. Если то же количество материала в том же пространстве распределено неравномерно, то интенсивность его использования изменяется, причем всегда в сторону увеличения рационов.

Сделанные наблюдения имеют весьма существенное значение для естественных условий. В природной обстановке почти никогда не приходится наблюдать абсолютно равномерное распределение пищевого материала для любых животных. Наоборот, неоднородность распределения пищи, ее большая или меньшая скученность или мозаичность, является типичной чертой именно для естественных условий. Не беря даже особо плотных скоплений, также достаточно часто встречающихся в природе (Олли, Allee [1, 2]), следует признать, что неравномерность распределения или агрегатность является нормой, а равномерное распределение — редко встречающимся исключением.

Отсюда вопрос о количественной зависимости степени неоднородности распределения пищевого материала и интенсивности его использования приобретает актуальный экологический смысл.

Для нахождения указанной взаимосвязи прежде всего надлежало выбрать количественный показатель степени неоднородности распределения пищевого материала или, как мы будем его называть, показатель агрегатности.

Если принять, что при абсолютно равномерном распределении показатель агрегатности должен превращаться в нуль и возрастать по мере увеличения неоднородности распределения, то очевидно, что указанный показатель будет определяться величинами отклонений от средней плотности, наблюдающейся в данном пространстве. Другими словами, для суждения о степени агрегатности того или иного материала требуется знание абсолютных значений уклонения плотности в отдельных точках от средней величины плотности, что в статистическом исчислении выражается в виде квадратного корня из среднего значения квадратов отдельных отклонений, т. е.

$$\zeta = \sqrt{\frac{\Sigma \alpha^2}{n}},$$

где ζ — показатель агрегатности, α — абсолютные отклонения от средней плотности, n — число измерений.

Как видно, показатель агрегатности является мерой рассеяния значений статистической величины, обычно выражаемой символом σ. Вводя другой символ (ζ), мы лишь хотим подчеркнуть специфичность этой меры для данного частного случая, поскольку в биологии с символом σ связано прочно укоренившееся, чисто биометрическое представление.

Выше указано, что агрегатность пищевого материала повышает рацион по сравнению с равномерным распределением пищи при равных средних плотностях последней. Следовательно повышение степени агрегатности адэкватно увеличению концентрации пищевых объектов. Действительно, активно передвигающееся животное находит оптимальные условия питания, и фактической плотностью пищи, в условиях ко-

торой происходит его питание, будет не средняя плотность, а некоторая реальная концентрация жертв в том минимальном ареале, где данное животное питается. Отсюда характер зависимости размеров рациона от степени аггрегатности должен быть идентичным зависимости рационов от плотности пищевого материала при равномерном распределении последнего. Нами показано, что последняя зависимость выражается уравнением:

$$\frac{dr}{dp} = k\ (R - r),$$

откуда:

$$r = R\ (1 - e^{-kp}).$$

Приняв данный вид зависимости и для исследуемой закономерности, следует иметь в виду, что в этом случае при нулевом значении аггрегатности, т. е. при абсолютно равномерном распределении пищи, рацион не превращается в нуль, но будет иметь то или иное положительное значение, определяемое средней плотностью пищевого материала. Таким образом в приведенное уравнение надлежит внести новую величину ρ, являющуюся нулевой ординатой и равной рациону при абсолютно равномерном распределении пищевых объектов. Очевидно, что на ту же величину следует уменьшить максимальный рацион (R), поскольку расстояние между нулевой точкой и асимптотой соответственно уменьшается. Следовательно, окончательный вид уравнения, выражающего зависимость размеров рациона от степени аггрегатности, примет следующую форму:

$$r = (R - \rho)\ (1 - e^{-k\zeta}) + \rho$$

или, переходя к десятичным логарифмам,—

$$r = (R - \rho)\ (1 - 10^{-c\zeta}) + \rho.$$

Для проверки приведенных соображений было поставлено две серии опытов. Подопытными объектами служили мальки Cyprinus carpio, пищевым материалом в I серии — неживой корм (денатурированная икра), во II серии — личинки Chironomidae[1].

Таблица 3

№ п/п.	Вид аггрегации	I		II	
		ζ	r в %	ζ	r в %
1	Распределение абсолютно равномерное	0	48,0	0	31.8
2	1 аггрегация умеренной плотности с нерезкими контурами	1,49	71,9	1,32	65,7
3	1 аггрегация повышенной плотности с нерезкими контурами	4,28	91,0	4,11	93,3
4	1 аггрегация повышенной плотности с резкими контурами	5,78	99,6	4,99	97,8
5	1 аггрегация высокой плотности с резкими контурами	9,75	98,2	7,66	99,0
6	3 аггрегации умеренной плотности с нерезкими контурами	2,63	85,4	2,05	76,2
7	3 аггрегации повышенной плотности с резкими контурами	3,77	91,9	3,16	83,8
8	15 аггрегаций повышенной плотности с резкими контурами	2,54	64,2	2,20	65,8
9	3 аггрегации умеренной плотности с нерезкими контурами и разных размеров	2,60	83,7	—	—
10	Зональное распределение	2,50	86,5	—	—

[1] Чтобы личинки не перемешались и не изменяли заданного вида распределения, они фиксировались при помощи тонких шелковых ниточек.

Техника постановки опытов была та же, что и в предыдущем разделе, с той лишь разницей, что пищевой материал при равной средней плотности, распределялся различным образом, причем для каждой серии были испробованы 10 различных комбинаций распределения. На рис. 2 схематически изображены картины распределения пищи и в табл. 3 даны величины аггрегатности, с одной стороны, и соответствующие величины рационов — с другой.

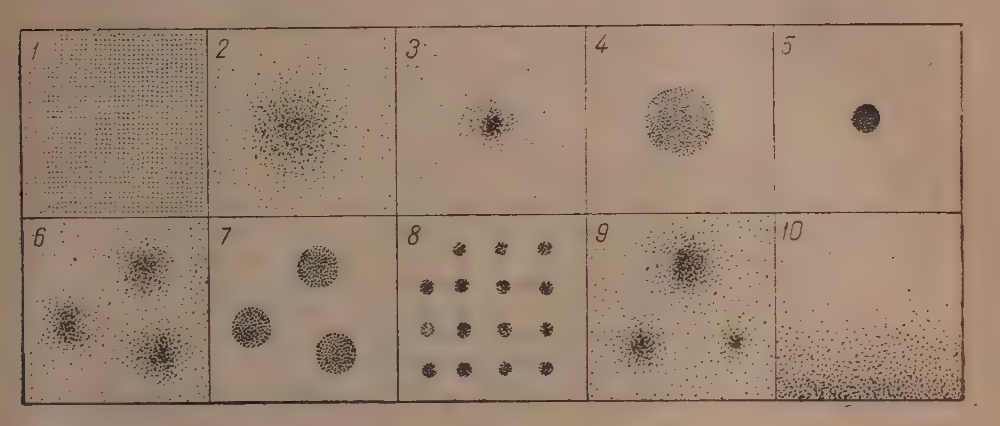


Рис. 2. Схематическая картина различных комбинаций распределения пищевого материала

Результаты наблюдений даны на рис. 3, причем для большей сравнимости данных обеих серий величины рационов выражены в виде процентов от максимального рациона, принятого за 100% и определенного эмпирически.

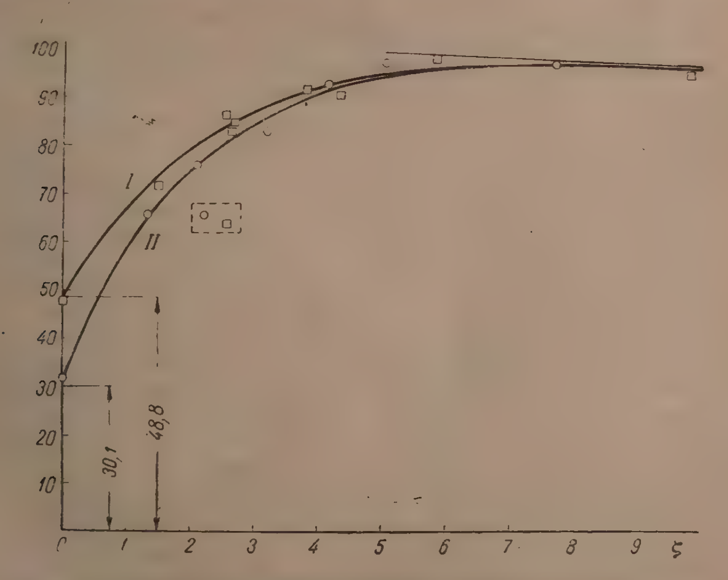


Рис. 3. Зависимость размеров рациона от степени аггрегатности пищевого материала

Таблица 4

№ системы	Характер системы	Средний размер рыбы в г	Количество рыб в одном опыте	ρ мг	ρ %	R мг	R %	C
I	Cyprinus carpio → неживой корм	1,02	10	104	48,8	213	100	0,202
II	Cyprinus carpio → Larvae Chironomidae	4,36	5	249	30,1	826	100	0,2236

В табл. 4 приведены абсолютные значения этих рационов, а также и величины ρ, полученные непосредственно из опытов. В этой же таблице даны численные значения коэфициентов, вычисленные на основании эмпирических материалов. Пользуясь всеми полученными величинами, мы построили на рис. 3 точные кривые для обеих серий опытов. Соответствие эмпирических точек теоретически рассчитанным кривым позволяет сделать заключение, что предположение о характере зависимости размеров рациона от степени аггрегатности пищевого материала отражает действительное положение вещей в данной биологической закономерности.

Несколько особняком лежат точки для комбинации, значащейся под № 8, причем для обеих серий эта комбинация дает более низкие величины рациона, чем ожидаемые на основании соответственных показателей аггрегатности. Совпадение указанного отклонения для одной комбинации в двух различных сериях позволяет заключить, что полученная аномалия не является случайной, но вытекает из самого типа данной комбинации. Анализируя последнюю, видно, что ее отличительной чертой является большое количество плотных аггрегаций, дающих достаточно высокое значение ζ.

Повидимому, наблюдаемое в этом случае отклонение объясняется следующим образом. По мере уменьшения размеров отдельных аггрегаций даже при их высокой плотности и четкой ограниченности, неравномерность распределения постепенно приближается к равномерному, причем в пределе эта неравномерность и должна привести к $\zeta = 0$. Биологический смысл этого явления заключается в том, что размеры отдельных аггрегаций по мере уменьшения их абсолютных величин не могут обеспечить нормальное насыщение одного питающегося индивидуума и в ареал питания последнего будет входить уже не одно, а несколько обособленных скоплений пищевого материала. Отсюда и величина ζ, вычисленная на основании определения плотностей на площадях относительно малых размеров, будет давать более высокие цифры по сравнению с биологически оправданными. Из сказанного вытекает следствие, относящееся к методике вычисления показателя аггрегатности: размеры площадок, которые являются исходным материалом для суждения о неравномерности распределения пищевого материала, в случае высокой мозаичности последнего должны соответствовать ареалам питания данных животных. При размерах площадок меньших, чем размеры ареалов, получаемые значения показателей аггрегатности будут больше биологически истинных, при обратной зависимости величины ζ будут соответственно преуменьшены. Однако, как правило, размеры опытных площадок не должны оказывать сколько-нибудь заметное влияние, поскольку высокая мозаичность, особенно в природных условиях, представляет исключительное, редко наблюдаемое явление.

III. Зависимость размеров рациона от совокупного действия плотности пищевого материала и его аггрегатности

Выше рассмотрены идеальные условия, определяющие размеры рациона: в первом случае рацион являлся функцией плотности равномерно распределенного пищевого материала, во втором — действующим фактором служила степень аггрегатности пищевых объектов при равной средней концентрации последних.

Данные условия, легко достижимые в экспериментальной обстановке, в природе находят осуществление чрезвычайно редко. Обычным положением в естественной среде будет одновременное вариирование обоих действующих начал, и, следовательно, на размеры рациона станут оказывать влияние сопряженно действующие, достаточно лабильные факторы: плотность и аггрегатность пищевых комплексов.

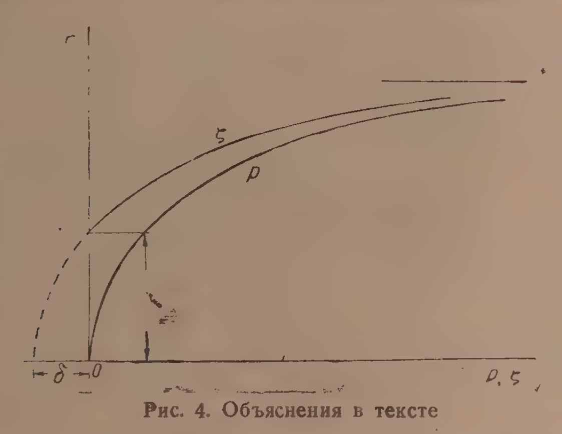


Рис. 4. Объяснения в тексте

Математическое решение поставленной задачи, основанное на анализе, данном в предшествующих разделах, не представляет сложности. В отличие от рассмотренных выше зависимостей, в данном случае требуется найти значение r как функцию двух переменных p и ζ, т. е.:

$$r = f\,(p,\ \zeta).$$

Как известно, подобная зависимость выражается полным дифференциалом:

$$dr = \frac{\partial r}{\partial p}\,dp + \frac{\partial r}{\partial \zeta}\,d\zeta,$$

а так как нами принято, что $\frac{dr}{dp} = \xi\,(R - r)$, и $\frac{dr}{d\zeta} = k\,(R - r)$, то

$$dr = \xi\,(R - r)\,dp + k\,(R - r)\,d\zeta,$$

откуда, после интегрирования и при соблюдении оговорок относительно смещения значения r на величину ρ, получаем

$$r = R\,(1 - e^{-\xi p}) + (R - \rho)\,(1 - e^{-k\zeta}) + \rho.$$

К аналогичному результату, но более удобному для дальнейших манипуляций, возможно прийти иным путем.

Уравнение:

$$r = (R - \rho)\,(1 - e^{-k\zeta}) + \rho$$

возможно переписать в таком виде:

$$r = R[1 - e^{-k(\zeta - \delta)}]$$

и кривую (рис. 4) рассматривать смещенной не по ординате, а по абсциссе (влево) на величину δ. Следовательно, мы можем начальную ординату ρ в уравнении

$$r = (R - \rho)(1 - e^{-k\zeta}) + \rho$$

выразить через соответствующее значение ρ, откуда

$$\rho = R(1 - e^{-\xi\rho}).$$

Решая совместно оба последних уравнения, получим:

$$r = R[1 - e^{-(\xi\rho + k\zeta)}].$$

Пользуясь же десятичными логарифмами:

$$r = R[1 - 10^{-(x\rho + c\zeta)}].$$

Полученное уравнение является наиболее компактным выражением зависимости величины рациона от одновременно изменяющихся значений плотности и аггрегатности пищевого материала.

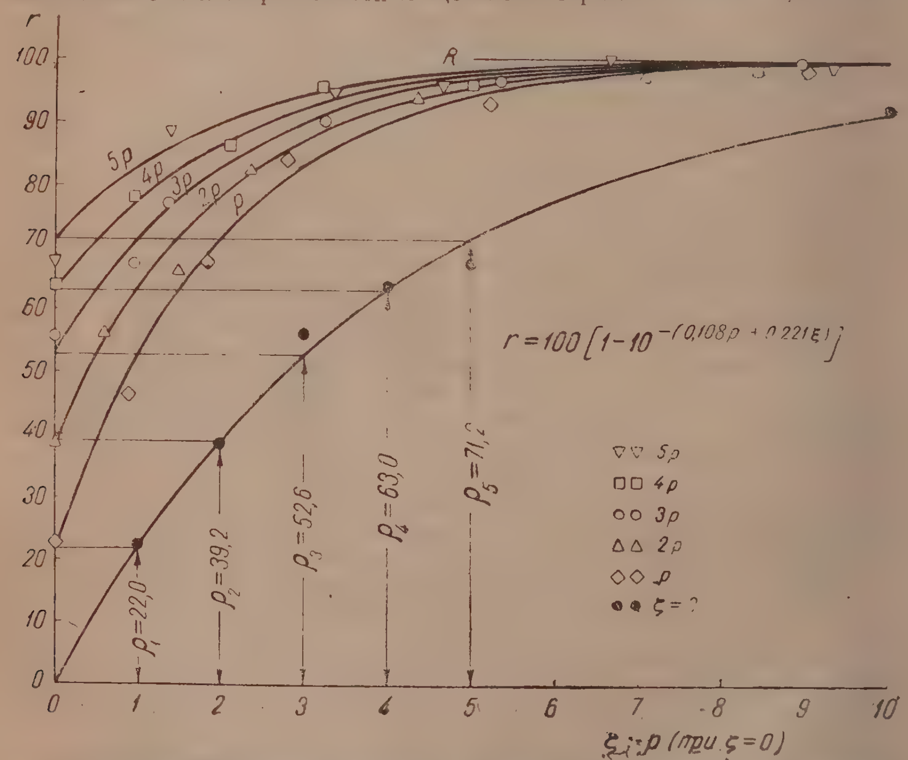


Рис. 5. Зависимость размеров рациона от плотности и аггрегатности пищевого материала в системе Cyprinus carpio → неживой корм

Для экспериментальной проверки найденной зависимости были поставлены две серии опытов с теми же экологическими системами и при пользовании той же методикой, что и в предыдущем разделе. Совершенно естественно, что несмотря на стремление распределить пищевой материал для всех плотностей в одинаковых комбинациях, мы все же не смогли получить равные значения ζ, определяемые эмпирически для каждого отдельного случая.

Для каждого опыта брались 10 экземпляров мальков. За единицу плотности (р) принималась величина в 10 мг корма на 100 см² в системе Cyprinus carpio → неживой корм или 50 мг (10—12 личинок) на той же площади, в системе Cyprinus carpio → Chironomidae. Аггрегатность достигалась путем распределения пищевого материала в виде одного концентрического скопления с нерезкими гранями (типов 2 и 3 предыдущего раздела).

Полученные цифры даны в табл. 5 (Cyprinus carpio → неживой корм) и 6 (Cyprinus carpio → Chironomidae).

В табл. 7 приведены вычисленные на основании указанных цифр параметры для обеих систем. Пользуясь последними, мы построили кривые (рис. 5 и рис. 6); там же даны уравнения для каждой серии в конкретной, численной форме.

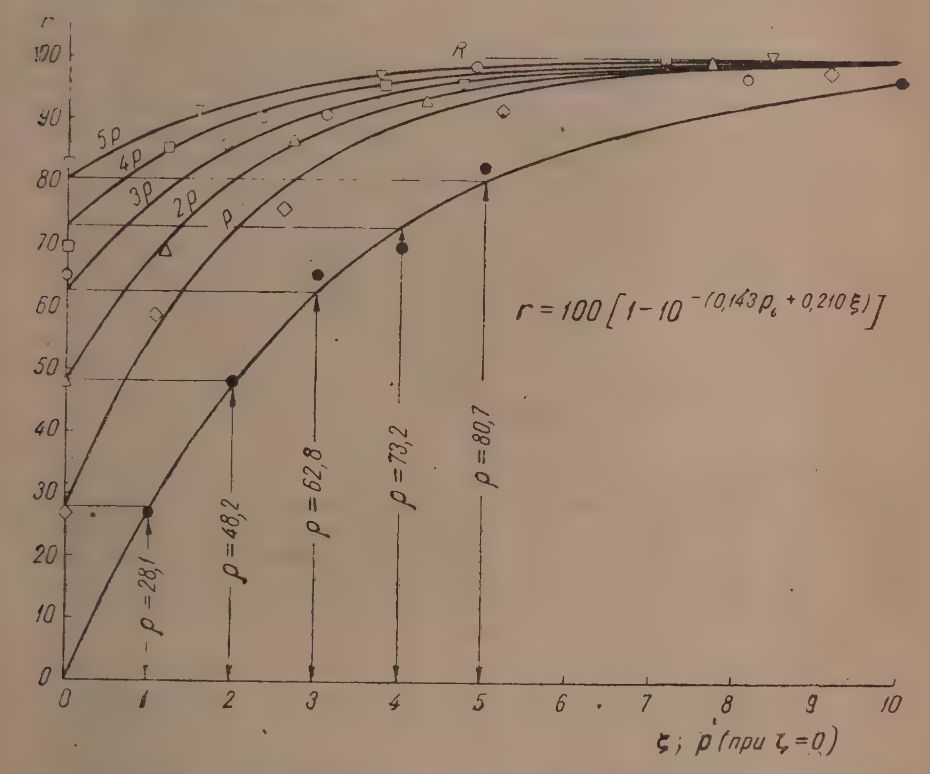


Рис. 6. Зависимость размеров рациона от плотности и аггрегатности пищевого материала в системе Cyprinus carpio → Chironomidae (обозначения те же, что на рис. 5)

Таблица 5

p		2 p		3 p		4 p		5 p		10 p	
ζ	r	ζ	r	ζ	r	ζ	r	ζ	r	ζ	r
0	22,6	0	38,5	0	55,8	0	63,9	0	67,4	0	92,3
0,90	46,2	0,59	56,2	0,94	67,0	0,95	78,0	1,41	88,5	—	—
1,82	67,6	1,48	66,0	1,36	76,9	2,09	86,3	3,34	94,3	—	—
2,79	83,8	2,35	82,2	3,24	90,0	3,21	95,4	4,65	95,7	—	—
5,21	92,7	4,35	93,6	5,33	96,6	5,0	95,8	6,66	100,0	—	—
9,02	98,3	7,09	97,8	8,96	99,9	8,42	98,7	9,32	98,9	—	—

Таблица 6

p		2 p		3 p		4 p		5 p		10 p	
ζ	r	ζ	r	ζ	r	ζ	r	ζ	r	ζ	r
0	27,0	0	47,9	0	64,8	0	69,7	0	82,9	0	96,6
1,04	58,7	1,15	68,8	1,88	85,9	1,18	85.6	1,55	91,7	—	—
2,58	75.6	2,70	86,5	3,08	90,8	2,60	90.5	3,43	97,2	—	—
5.21	91.9	4.48	93,1	4.87	98.6	3,78	95,8	4,71	96,0	—	—
9,16	97,9	7,69	98.7	8,15	96,7	7,16	99,8	8.44	100,3	—	—

Нанесенные эмпирические точки свидетельствуют о степени совпадения экспериментальных данных и вычисленных на основании изложенных выше положений.

Характер и техника постановки наших опытов позволяют полученную зависимость представить в виде семейства кривых, где каждая отдельная линия выражает изменения размеров рациона, как функции аггрегатности пищевого материала, при некоторой постоянной плотности последнего. Начальные ординаты кривых (ρ) выражают размеры рациона при нулевых значениях ζ, или другими словами, зависимость r только от плотности пищевого материала, распределенного равномерно.

Таблица 7

Характер системы	Средний размер рыбы в г	R		ζ	C
		мг	%		
Cyprinus carpio → неживой корм . . .	1,98	327	100	0,108	0,221
Cyprinus carpio → Chironomidae	8,43	1 205	100	0.143	0,21

Очевидно, что графическое выражение функции двух переменных в его общей форме возможно лишь в пространственном изображении. На рис. 7 представлена плоскость, являющаяся общим видом полученной зависимости для одной из систем (Cyprinus carpio → неживой корм). Кривые, лежащие на плоскости, представляют семейство, изображенное на рис. 5. Плоскость, перпендикулярная оси r, является асимптотой системы, т. е. величиной максимального рациона (R).

IV. Зависимость размеров рациона хищника от плотности и аггрегатности жертв на примере выедания бентоса рыбами

Найденная на основании теоретических предпосылок зависимость, как следует из предыдущих разделов, находит хорошее подтверждение в искусственно созданных, упрощенных лабораторных условиях. Представляет значительный интерес проверка той же зависимости в естественной, природной среде, несущей весь комплекс сопутствующих моментов. Использовать для этой цели литературные данные оказалось невозможным, ибо мы не могли обнаружить исследований, обладавших необходимыми данными. Поэтому нами была предпринята попытка соответственно пересчитать наши материалы, полученные и обработанные для других целей, но достаточно полно удовлетворяющие требованиям настоящего анализа.

Нами в условиях дельты Волги была проведена работа по определению естественных величин рационов сазанов (Cyprinus carpio) на основании динамики бентоса на опытной площадке, где происходил нагул, причем частая сетка станций для учета всех изменений в составе

бентоса позволяет с достаточной степенью точности судить о характере распределения resp. аггрегатности последнего.

Все исходные цифры взяты из указанной работы [6]. Поскольку количество хищников, охотящихся на данной территории, было непрерывно возрастающим, плотность пищевых объектов надлежит выражать не в абсолютных величинах, а отнесенными к плотности рыб. В табл. 8

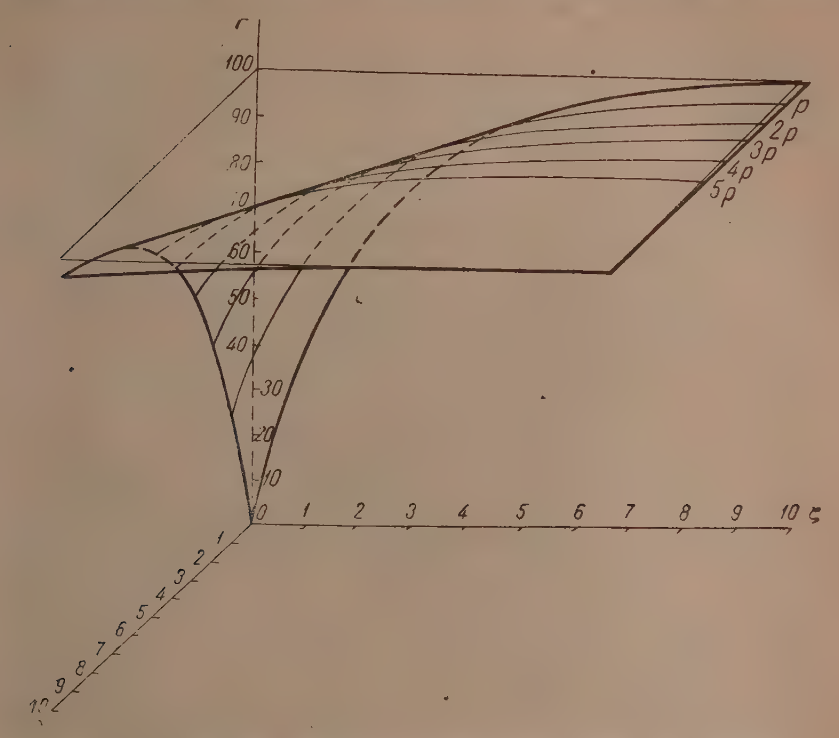


Рис. 7. Трехмерное изображение зависимости размеров рациона от плотности и аггрегатности пищевого материала в системе Cyprinus carpio → неживой корм

даны соответствующие цифры, причем в графах абсолютной и относительной плотности бентоса величины последней являются средней из 50 отдельных измерений. Индивидуальные же отклонения от средней каждой из проб бентоса в любой из 50 точек послужили материалом для вычисления показателя аггрегатности (ζ).

На основании приведенных цифр методом наименьших квадратов вычислены параметры, оказавшиеся равными: $\chi = 0{,}0121$ и $c = 0{,}2230$. Величина R, т. е. максимальный рацион, была найдена эмпирически (l. c.), и равнялась 125 г/кг рыбы.

Пользуясь этими элементами, мы вычислили размеры рациона (r_2), которые в табл. 8 даны рядом с рационами для того же отрезка времени, взятыми из цитируемой работы и найденными непосредственно (r_1).

Как видно из табл. 8 и особенно наглядно из рис. 8, совпадение обоих рядов цифр и, отсюда, размеры расхождений (ошибок) не оставляют сомнений в истинности найденной зависимости. Принимая во внимание методические погрешности, неизбежно связанные с получением необходимых материалов в природных условиях, следует признать, что данная закономерность в естественной обстановке осуществляется не с меньшей четкостью, чем в условиях тщательно поставленного экспери-

Даты	Количество рыб в кг/га	Плотность бентоса в кг/га	Относительная плотность бентоса (p) в кг/кг рыбы	Аггрегатность (ζ)	Рационы, найденные (r_1) в г/кг рыбы	Рационы, вычисленные (r_2) в г/кг рыбы	Ошибка
8.VIII	140	1 183	8,450	0,65	56,5	54,3	2,2
13.VIII	165	1 137	6,891	2,33	91,5	93,6	—2,1
18.VIII	200	1 064	5,320	3,38	102,5	106,0	—3,5
23.VIII	630	914	1,451	1,25	56,8	61,2	—4,4
28.VIII	1 290	534	0,414	1,57	73,6	69,9	3,7

мента. Обращает внимание также следующее обстоятельство. Как видно, весь процесс выедания бентоса проходил в условиях непрерывно падающей плотности последнего. Наряду с этим размеры рациона дают



Рис. 8. Изменения средней плотности бентоса, его аггрегатности и размеров рационов (найденных эмпирически (r_1) и вычисленных (r_2).

два подъема, соответствующие максимумам аггрегатности. Следовательно, в определенных границах, даже в естественной обстановке, явление аггрегатности может оказаться доминирующим фактором, перекрывая влияние, оказываемое на размеры рациона хищника той или иной средней плотностью жертв.

Литература

1. Allee W. C., Animal aggregation, 1931.—2. Allee W. C., Recent studies in mass physiology, Biol. Ret, 9, 1934.—3. Baule B., Zu Mitscherlichs Gesetz der physiologischen Beziehungen, Landw. Jahrb., 51, 1918.—4. Гаузе Г. Ф., О процессах уничтожения одного вида другим в популяциях инфузорий, Зоологический журнал, № 13, 1934.—5. Гаузе Г. Ф., Исследования над борьбой за существование в смешанных популяциях, Зоологический журнал, № 14, 1935.—6. Ивлев В. С., Количественное изучение выедания бентоса рыбами (рукопись).—7. Lotka A. J., Elements of Physical Biology, 1925.—8. Pütter A., Studien zur Theorie Reizvorgange, Pflügers' Archiv, 171, 1918.—9. Северцов С. А., Динамика населения и приспособительная эволюция животных, 1941.—10. Volterra V., Leçon sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie, 1933.—11. Volterra V., Principes de biologie mathématique. Acta Biotheor., 8, 1937.

DENSITY AND THE CHARACTER OF FOOD DISTRIBUTION AS FACTORS DETERMINING THE RATION SIZE IN FISHES

By V. S. IVLEV

All-Union Institute of Fisheries and Oceanography

1. A hypothesis has been formulated expressing the relation of food rations in fishes (r), the maximum ration (R), the density of food population (p) in the following manner $r = R\,(1 - e^{-\xi p})$, ξ being a constant.

Three series of experiments were carried out to prove experimentally this relation. The following animals were used:

series 1. Cyprinus carpio → dead food
» 2. Rutilus rutilus caspicus → Chironomidae (larvae)
» 3. Alburnus alburnus → Daphnia pulex.

Experimental data show a satisfactory coincidence with the theoretical ones.

2. The influence of the character of distribution upon the ration of fishes was also studied by observing the food consumption by Cyprinus carpio (dead food and Chironomidae larvae). The formula expressing the size of the ration is a follows:

$$r = (R - \rho)\,(1 - e^{-k\zeta}) + \rho$$

where ζ is equal to $\sqrt{\frac{\Sigma\alpha^2}{n}}$ and designate the aggregation of food, k is a constant, ρ — the first ordinate, α — the deviation from the mean density. This formula proved to correspond well to observational data.

3. A relationship of the food ration to combined action of the density of food distribution and its aggregation was also studied. An close agreement between calculations based upon the formula $r = R\,[1 - e^{-(\xi p + c\zeta)}]$ and actual observations under experimental conditions were observed.

4. Experimental data were also confirmed by observations in nature upon benthos consumption by Cyprinus carpio in Volga river delta.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXIV 1945 ВЫП. 2

НЕСКОЛЬКО ДОПОЛНЕНИЙ К СТАТЬЕ Б. М. ЖИТКОВА «ЗАМЕЧАНИЯ О КРЫСАХ И НЕКОТОРЫХ УСЛОВИЯХ ИХ ИССЛЕДОВАНИЯ»[1]

А. Н. ФОРМОЗОВ

Институт зоологии Московского государственного университета

В статье покойного профессора Московского государственного университета Б. М. Житкова, до последних дней жизни сохранявшего глубокое понимание задач планирования зоологических исследований и ясное ощущение текущих потребностей практики, был очень своевременно поднят вопрос о необходимости детального изучения биологии крыс. (Доклад на эту тему Б. М. Житков прочитал зимою 1940/41 г.)

Последние сведения, поступающие из прифронтовой полосы, из разрушенных и восстанавливаемых городов, показывают, насколько важно и в мирной и в военной обстановке учитывать особенности биологии серой крысы и уметь бороться с ней. В статье Б. М. Житкова есть ряд указаний на обитание серых крыс в условиях естественных биотопов, вдали от жилищ человека, но не решен вопрос о том, насколько постоянны эти дикие популяции крыс. На стр. 97, говоря о существовании колоний пасюков в низовьях р. Риона, Б. М. Житков выражается очень осторожно — «повидимому круглый год». Несколькими строками ниже он помещает такую цитату из монографии Аргиропуло [1], кстати сказать, вообще весьма убогой в отношении биологических данных: «Типичная форма пасюка обитает исключительно в жилье человека и его постройках. Лишь в летнее время пасюки уходят недалеко от жилья... Процент выселяющихся очень невелик, и зимой все выселившиеся вновь возвращаются в строения» (разрядка моя.— *А. Ф.*). Утверждения Аргиропуло совершенно ошибочны и могут привести к ложным решениям при планировании борьбы с крысами. Сказанное побудило меня выступить с некоторыми дополнениями к статье моего незабвенного учителя Б. М. Житкова.

Все три вида встречающихся в СССР настоящих крыс (Rattus rattus L., Rattus turkestanicus Sat., Rattus norvegicus Berk.) принадлежат к группе, возникшей в условиях теплого или умеренного климата. На это указывают морфологические признаки крыс, особенности биологии и основные черты распространения всего рода Rattus. Крысы имеют длинный оголенный хвост, относительно большие, но недостаточно опушенные уши, выступающие над уровнем мехового покрова головы, оголенную нижнюю поверхность кисти и ступни, т. е. значительные поверхности тела, слабо защищенные от теплопотери. Сезонные адаптивные изменения мехового покрова крыс также незначительны. Все это признаки, показывающие недостаточность морфологических приспособлений к перенесению низких температур среды. (Северные

[1] Зоологический журнал, т. XXIII, вып. 2—3, 1944.

грызуны, не впадающие в спячку, обычно имеют густо опушенный хвост, короткие уши, хорошо одетые шерстью и часто почти скрытые в меху головы, достаточно опушенные дистальные части конечностей.) Действительно, крысы отличаются малой холодостойкостью; они чувствительны к резким понижениям температуры, которые обычно вызывают у них передвижения в лучше обогреваемые постройки или этажи, уплотнение популяций и скопление зверьков в немногих гнездах для лучшего согревания (см. ниже). В природных биотопах существование крыс в условиях длительной морозной зимы было бы возможно только при использовании защитной, «утепляющей» роли снегового покрова, т. е. при подснежной жизни, прекращении активности на поверхности снега и, как следствие,— резком уменьшении суточного ареала.

При таком характере режима жизни зимой необходимо: а) наличие приспособлений к рытью для успешного добывания корма под снегом или б) исключительное обилие корма на малых площадях, освобождающее от необходимости длительных и дальних поисков пищи, или в) способность накоплять большие запасы корма с осени. В отличие от пластинчатозубых крыс (Nesokia) настоящие крысы роют мало и плохо, большие запасы корма на зиму установлены только у туркестанской крысы, серая и черная, повидимому, имеют запасы, обеспечивающие потребности их хозяев на короткие периоды. Поэтому в северных областях длительное зимнее существование крыс на малом суточном ареале возможно только при наличии больших скоплений корма, практически лишь за счет обильных запасов продуктов, собранных человеком.

Это мы и видим в действительности. У северной границы современного ареала (Архангельск, Камчатка) серая крыса встречается только в населенных пунктах; в средней полосе страны небольшое количество крыс существует уже и в природных биотопах на таком расстоянии от сел и городов, что о сезонных перекочевках (типа указанных Аргиропуло) не может быть речи. Наконец, на нашем крайнем юге такие дикие популяции очень значительны и местами, вероятно, по общей численности превосходят крысиное население жилищ человека. При этом черная и туркестанская крысы в естественных условиях предпочитают леса, а серая — берега водоемов. Последнее характерно в отношении восточносибирской R. norvegicus caraco Pall. и в отношении R. norvegicus norvegicus Berk. Европейской части СССР.

В дополнение к данным Н. К. Верещагина (Житков, 1944) о существовании значительных диких популяций серых крыс в прибрежных местах Абхазии, Грузии и в тростниково-рогозовых болотах юго-восточной Мугани и Приталышской низменности, отмечу наличие серых крыс на широком пространстве дельты р. Волги. Старожилы-астраханцы говорили мне, что при зимнем лове красной рыбы их шалаши и зимницы, расположенные на косах далеко от низовых сел, быстро заселяются домовыми и полевыми мышами (Mus musculus, Apodemus agrarius) и серыми крысами, истребляющими первых двух. Мне самому случилось 2 ноября 1941 г. в восточной части дельты Волги (ильмень Терешкин, окрестности с. Ганюшкина, Денгизского р-на Казахской ССР) отбить у филина пойманную им R. norvegicus. Крыса оказалась беременной, имела 11 крупных эмбрионов. Учитывая, что молодые крысы отделяются от матери в возрасте 21—30 дней, а указанные детеныши появились бы на свет не ранее 8—10 ноября, получим первую декаду декабря, как дату начала самостоятельной жизни молодых такого выводка.

Декабрь в дельте Волги уже зимний месяц. Факт столь позднего размножения крысы в естественных стациях дельты очень интересен; он указывает и на оседлое обитание особей этого вида и на благоприятные условия жизни дикой популяции. Следы серых крыс местами

образовывали тропинки на берегах ильменя Терешкина, а норы находились на относительно высоком острове, густо поросшем ивами и тростником 6—7 м высотою. До ближайшего населенного пункта — рыбного промысла Голощекина — было около 5 км мелководных разливов, протоков и обширных илистых грязей. Желудок крысы оказался туго набитым частями молодых лягушек Rana ridibunda. В последние дни октября и в начале ноября мириады лягушат-сеголетков сконцентрировались у берегов ильменя перед уходом на зимовку. В траве по мелководьям в огромном количестве стояли сеголетки сазана, а в устьях протоков встречались водяные орехи (Trapa natans) — очень сытный растительный корм. Таким образом осенью пищевые условия для крыс были здесь более чем благоприятны.

Н. Шатуновская сообщила мне, что в конце октября 1943 г. несколько молодых, полувзрослых и взрослых R. norvegicus попались ей в капканы у нор водяных крыс на берегу ерика в окрестностях с. Новый Тузуклей, Камызякского р-на (дельта Волги). До ближайшего населенного пункта было около 1 км. Кроме того она имела сведения о встречах серых крыс в пойме р. Волги в пределах Сталинградской обл. А. Т. Ромашева [8] неоднократно ловила серых крыс при изучении экологии Arvicola amphibius в трех участках Астраханского государственного заповедника — в восточной, средней и западной частях дельты.

Очень интересны сведения Б. К. Фенюка [10], относящиеся к Волго-Ахтубинской пойме. «Зимою 1937—38 гг.,— пишет Фенюк,— было отмечено несколько случаев нахождения серых крыс в пойме, вдали от человеческого жилья. Так 5.I экземпляр пасюка был добыт в стоге сена на острове в 1,5 км от ближайшего жилья, 20.I крыса была добыта в просяной скирде в 800 м от селения, 23.I Г. Кайзер поймал крысу при переборке большого стога соломы на расстоянии 4 км от ближайшего селения. В середине апреля специалист по борьбе с грызунами А. Лисицын выкопал крысу из норы на лугу, невдалеке от ерика (протока) и в 1 км от жилья...» «Создалось впечатление, что пасюки поселяются в скирдах, отчасти привлекаемые в них обилием мелких мышевидных, которыми в этой обстановке они, вероятно, питаются». Фенюк отмечает интересную деталь поведения крыс зимою — большую скученность взрослых особей в норах. 4.I в хуторе Крещеном, Сероглазовск. р-на «были выкопаны 17 крыс из одной норы, гнездо которой находилось на глубине 15 см под небольшим горном в неотапливаемой пристройке к землянке. Из этих крыс 5 были молодые, остальные взрослые. В другой норе в ближайшем строении подобного типа 5.I выкопано 13 взрослых крыс». (Тогда же были зарегистрированы случаи нахождения 15—20 и даже 29 взрослых домовых мышей в одной норе и до 15 серых полевок. Такая скученность облегчает сохранение тепла в норе.)

В цитированной статье Б. К. Фенюка имеются данные о диких популяциях R. norvegicus и для более северных районов. В 1936 г. при учете водяных крыс в пойме Волги у с. Усть-Курдюм (40 км севернее г. Саратова) 5 пасюков пойманы в капканы у нор A. amphibius. Из них 5 добыты в пойменном лесу и 2 на заливном лугу. Вдали от жилищ человека серая крыса была добыта также в пойме р. Аткары, притока р. Медведицы. По наблюдениям Н. П. Наумова и моим в 1934 г. на р. Обиточной в Бердянском р-не УССР совершенно не было водяных крыс, но были обычны пасюки.

В окрестностях г. Горького я наблюдал одичавших пасюков еще в 1911—1913 гг., будучи школьником. Небольшая речка Старка, начинающаяся в черте города ручьем, вбирающим сточные воды, идет далее среди полей по заболоченной долине, поросшей местами мелкой ивой

и тростником. Серые крысы на берегах этой речки жили и в черте города (у огородов) и на его окраине (близ городской бойни) и в 5—7 км среди полей и небольших болот. На последнем участке я регулярно охотился на птиц и ставил капканы на хорьков. Осенью к речке с окрестных полей собирались на зимовку травяные лягушки; в период миграции Rana temporaria хорьки оставляли на берегах целые кучи загрызанных и сложенных про запас лягушек. Этих лягушек, а также ягоды паслена ели серые крысы. Одну из них я застрелил на льду речки в конце ноября, а другую нашел замерзшей в середине зимы. Таким образом и в этой точке одичавшие пасюки жили на речке оседло. Еще более северное нахождение одичавшей R. norvegicus — берега р. Шексны — упоминает в своей статье Б. М. Житков.

Привязанность диких серых крыс к речным долинам представляет существенный интерес с нескольких точек зрения. Прежде всего здесь они имеют много шансов попасть с берегов судоходной реки на пароход или баржу, которые перевезут эмигрантов на новые места. Значение водного транспорта в расселении синантропных грызунов достаточно освещено в литературе, и я позволю себе сослаться только на одно малоизвестное и забытое замечание, имеющееся в трудах Камчатской экспедиции Ф. П. Рябушинского [3]. «Крыса не имеет в Камчатке широкого распространения; по свидетельству Лесепса, ее завезли в Большерецк первые русские мореходы; впоследствии она попала в Петропавловск и сделалась здесь бичем торговцев. В Усть-Камчатск крыса завезена тоже давно, но распространяется внутри страны чрезвычайно медленно. Способы сообщения на батах [1] и нартах, конечно, не могут содействовать ее расселению и только за последнее время [2] катер Камчатского торгово-промышленного общества, буксирующий вверх по реке кунгасы с грузами, доставил крысу последовательно в Нижне-Камчатск и в Камаки; при этом она быстро приспособляется к камчатским жилищам и вытесняет «мышь». В Ключи привозилась несколько раз, но пропадала. Выше по реке ее еще не знают... Таким образом, в настоящее время Камчатка находится в периоде заселения крысой...»

Обитание на берегах рек облегчает крысе и другую форму пассивной миграции, а именно сплывание вниз по течению на разных предметах — бревнах, плотах — и на льдинах вместе с кучами мусора, к которым крысы перебираются из населенных пунктов. (Отмечено для р. Оби у г. Новосибирска М. Д. Зверевым [4].)

Наконец, связь серой крысы с прибрежными биотопами и водой может иметь существенное эпидемиологическое значение. Рядом авторов (С. Я. Крейцер и К. Н. Белугина [5], С. Я. Крейцер и З. А. Рощина [6]) недавно показана связь между заболеваниями людей лептоспирозом на юге РСФСР, водным фактором и лептоспироносительством у серых крыс в приречных городах и селениях. По этим данным, в летние месяцы 1938 г. в ряде населенных пунктов Ростовской обл. на реках Дон, Сев. Донец и Азовка отмечены многочисленные случаи лептоспироза с наличием желтухи в 10—25% от всех зарегистрированных случаев и единичными летальными исходами. Крупная вспышка заболеваний была, например, в ст. Константиновской, начавшаяся 15.VIII и закончившаяся во второй половине сентября. Наиболее поражены были улицы, расположенные близко к загрязненному участку Дона, где находятся стоянки барж, пароходов и элеватор. Заболевало преимущественно мужское рабочее население, купавшееся на этом берегу и пользовавшееся взятой здесь питьевой водой. Среди женщин и детей зарегистрированы только единичные случаи; это отчасти стояло в связи

[1] Легкие лодки. — *А. Ф.*
[2] Экспедиция работала на Камчатке в 1908—1909 гг.

с тем, что данная часть населения пользовалась чистым, благоустроенным пляжем противоположного берега реки.

В первый год исследований прямой пищевой или крысиный фактор не был выявлен, но не была исключена «возможность инфицирования р. Дон грызунами из близлежащих элеваторов и зернохранилищ, хотя обилия крыс в станице не отмечалось». В 1939 г. (Крейцер и Рощина [6]) было обследовано 313 серых крыс (из Ростова и Азова) и удалось подтвердить значение крысиного фактора в распространении лептоспироза в Ростовской обл. Лептоспироносительство у крыс установлено в 10% всех обследованных случаев, причем из трех выделенных крысиных штаммов лептоспир два оказались идентичными местным штаммам лептоспир, выделенных у людей в 1938 и 1939 гг. в той же Ростовской обл. Роль водного фактора в распространении лептоспироза подтверждена выделением двух штаммов из воды и ила р.р. Сев. Донца и Дона в тех населенных пунктах, где были заболевания среди людей.

Попутно удалось выяснить, что есть несомненная связь между лептоспирозом людей и иктерогемоглобинурией рогатого скота (лептоспирозная желтуха скота), вспышки которой были констатированы в те же годы и в тех же районах, что упоминались выше. Большинство авторов, изучавших эпидемиологию лептоспироза, считает, что заражение людей происходит не от прямого контакта с крысами, а главным образом через посредство воды, свеже инфицированной мочой крыс или других носителей. «Контакт с водой должен быть тесный и длительный — купанье, ныряние, потребление сырой воды из инфицированного крысами водоема, рыбная ловля, работа в сырой почве и на заболоченных берегах после разлива рек и т. п.».

Л. Губарев [2] в статье о проникновении серой крысы в восточные районы Ростовской области отметил, что долина р. Дона занята этим видом очень давно, а расселение его в степные засушливые участки идет только при содействии человека. Интересно, что и в этих условиях пасюк может уживаться без непосредственного использования продуктов, собранных человеком. В этом отношении любопытен случай, описанный Губаревым, имевший место в Мартыновском р-не Ростовской обл. «Весной 1934 г. в сеялках было завезено несколько крыс в полеводческий участок конесовхоза, находящийся в 8 км от центральной усадьбы совхоза. Участок этот находится в открытой степи, имеет всего две жилых землянки, сарай, конюшню и колодезь. Крысы поселились здесь сначала около землянок, затем их норы появились около конюшни и сарая. В зиму 1934—35 г. землянки и конюшня пустовали, однако крысы зиму пережили и летом 1935 г. они наблюдались на этом участке уже в несколько большем количестве».

В заключение несколько замечаний о черной крысе (R. rattus). По соседству с прибрежными биотопами Азербайджана, где Н. К. Верещагин нашел многочисленное дикое население серых крыс, в широколиственных лесах и садах равнины очень обильна черная крыса, живущая независимо от человека. Е. П. Спангенберг, обследовавший леса Ленкоранского района при изучении сони-полчка, сделал много интересных наблюдений над крысами. (Экземпляры R. rattus, собранные им, хранятся в моей коллекции; среди них имеются молодые весом 10—12 г, добытые 14.VI.1929 из гнезда в дупле дерева). «В Ленкоранском районе самым страшным врагом сони-полчка является черная крыса, в основной своей массе обитающая здесь не в жилье человека, а в дуплистых деревьях фруктовых садов и леса, т. е. там же, где и соня-полчек. Небольшие размеры позволяют крысе проникать всюду, куда может укрыться грызун. Крысы поедают не только новорожденных детенышей, но и вполне взрослых особей сони-полчка», — пишет Спангенберг [7]. В более северных районах черная крыса встречается преиму-

щественно близ жилищ человека в сельских местах и небольших городах, но и здесь некоторая часть животных существует в естественных биотопах. Так, например, П. Б. Юргенсон [11] поймал черную крысу в августе 1933 г. в еловом лесу Центрального лесного заповедника (Нелидовский район быв. Западной обл.) в 1,5 км от ближайшего селения. Поздней осенью в этой же местности несколько черных крыс было поймано в дер. Красное, окруженной лесами заповедника.

Выводы

1. В южных областях СССР имеются значительные дикие популяции крыс трех видов, причем два из них (Rattus rattus и Rattus turkestanicus) связаны с лесными биотопами, а один (R. norvegicus — с прибрежными.

2. Серая крыса способна существовать и зимовать вдали от жилья человека не только в южных областях страны, но также в Нижнем Поволжье, на широте г. Саратова, Горького и, вероятно, даже в местах еще более северных. Однако в этих районах количество дикоживущих пасюков не велико. Необходимое условие успешной зимовки — обилие животного корма (мыши, лягушки).

3. Повидимому, некоторая часть серых крыс «дичает» — активно расселяется из населенных пунктов в естественные биотопы речных долин; одновременно существует и обратный процесс — вселение диких пасюков во вновь появившиеся постройки. (Например, случаи появления серых крыс во временных жилищах рыбаков при зимнем лове рыбы в дельте Волги.)

4. Черная крыса в средней полосе способна выселяться в лесные биотопы и через них проникать в населенные пункты, лежащие далеко от магистральных железнодорожных и водных путей.

5. Привязанность серой крысы к прибрежным местообитаниям имеет несомненное значение в рассеивании инфекций через воду.

Литература

1. Аргиропуло А., Мыши. Фауна СССР, Млекопитающие, т. III, вып. 5, 1940.—2. Губарев Л. Д.. Распространение серой крысы в восточных районах Ростовской обл., Тр. Ростовского н/Д Гос. научн.-иссл. противочумного ин-та, т. II, 1941.—3. Державин А. Н., Работы в Ключевском и экскурсии на Чажму, Камчатская экспедиция Ф. П. Рябушинского, Зоология, 1916.—4. Зверев М. Д.. К изучению серых крыс в Сибири и методика борьбы с ними, 1930.—5. Крейцер С. Я. и Белугина К. Н., К эпидемиологии лептоспироза в Ростовской обл., Сообщение 1, Известия Ростовского н/Д ин-та микробиол. и эпидем., вып. 19, 1941.—6. Крейцер С. Я. и Рошина З. А., К эпидемиологии лептоспироза в Ростовской обл., Сообщение 2, там же, 1941.—7. Наумов С. П., Лавров Н. П., Спангенберг Е. П. и др., Тонкопалый суслик, соня-полчек, слепыш, бурундук, Сборн. статей, Изд. КОИЗ, 1935.—8. Ромащова А. Т., Экология водяной крысы в дельте р. Волги (Рукопись в Главном управл. по заповедникам).—9. Скалон В. Н., Северная граница домовой крысы в Сибири, Природа, № 6, 1939.—10. Фенюк Б. К., Массовое размножение мышевидных грызунов на юго-востоке РСФСР в 1937 г., Сборн. «Грызуны и борьба с ними», вып. I, Алма-Ата, 1941.—11. Юргенсон П. Б., Количественный учет мышевидных грызунов и динамика их численности в различных типах леса, Тр. Центр. лесного заповедника, вып. II, 1937.

SOME COMMENTS UPON B. M. ZHITKOV'S PAPER: „NOTES ON RATS»

A. N. FORMOZOV

Institute of Zoology, State University of Moscow

Summary

In A. I. Argiropulo's monograph «The mice» (making part of the series «Fauna of the USSR», Mammals, v. III, issue 5, 1940, published by the Academy of Sciences of the USSR) we find the following statement to be made by that writer: Rattus norvegicus norvegicus is assumed to inhabit exclusively human dwellings and other constructions; for the summer season a few individuals migrate to natural biotopes, to come back towards winter to their dwelling places. The present author believes this statement to be erroneous. In the southern part of this country (Georgia, Abkhasia, Azerbijan), in growths of Phragmites, Typha etc., along the shores, wild R. n. norvegicus occur in huge numbers, and so do also wild black rats which inhabit there forests and orchards. Wild brown rats are likewise abundant in the delta of the Volga river. In November 1941 the author caught there a female R. norvegicus with 11 embryos, which had dwelt in rushes, at a distance of 5 km from the nearest human dwelling. This is evidence of the rat being able to propagate during the winter season under the conditions prevalent in the natural biotopes of the south. The brown rat is also found to inhabit throughout the year, though in smaller numbers, burrows along rivers and streems, and in more northern regions [environs of Saratov, Gorky (Nizhny-Novgorod) etc.]. Separate individuals of the black rat have also been reported from regions remote from human dwellings, in the forests of the medium belt of this country. The preference shown by the brown rat for borders of water-basins contributes to the passive migration of this species on board steamers or barges.

ВНИМАНИЮ ПОДПИСЧИКОВ

В связи с тем, что в 1945 г. увеличен объем перечисленных ниже журналов Академии Наук СССР, соответственно увеличивается подписная цена на эти журналы,

а именно:

	Старая цена за год	Новая цена за год	Разница
1. Доклады АН на русск. яз. . . .	90 р.	144 р.	54 р.
2. Доклады АН на иностр. яз. . . .	90 р.	144 р.	54 р.
3. Изв. АН, сер. математическая . .	36 р.	72 р.	36 р.
4. » » » физическая	48 р.	96 р.	48 р.
5. » » » географическая и геофизическая	48 р.	72 р.	24 р.
6. Изв. АН, сер. биологическая . . .	54 р.	108 р.	54 р.
7. » » » геологическая . . .	48 р.	60 р.	12 р.
8. Изв. АН, Отд. химических наук	48 р.	66 р.	18 р.
9. Изв. АН, Отд. технических наук	96 р.	120 р.	24 р.

Во избежание перерыва в высылке журналов Контора «Академкнига» просит подписчиков внести по месту сдачи основного заказа разницу в подписной цене.

В случае неуплаты разницы до 1 июля 1945 года срок подписки будет сокращен.

«АКАДЕМКНИГА»

Подп. к печ. 20/III—45 г. Зак. 1412. тир. 240 000.
2-я тип. издат. Академии Наук. Москва, Шубинский пер., 10.

СОДЕРЖАНИЕ

CONTENTS

Ответственный редактор акад. *С. А. Зернов*

Подписано к печати 21/IV 1945 г. Печ. л. 4. Учетно-изд. л. 6. Тираж 1800
А16557, Цена 8 руб. Зак. 174

2-я типография издательства Академии Наук СССР,
Москва, Шубинский пер., 10.

Цена 8 руб.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. Зоологический журнал печатает статьи, являющиеся результатом научных исследований по всем разделам зоологии, преимущественно же по эволюции, систематике, морфологии, экологии, зоогеографии и гидробиологии. Статьи по фаунистике и посвященные описанию новых форм принимаются лишь в исключительных случаях, в зависимости от их ценности и новизны.

2. Статьи, присылаемые без предварительного согласования с редакцией, не должны превышать 1 печ. листа (40 000 знаков, включая в этот объем таблицы, рисунки, иностранные резюме и список цитированной литературы).

3. Название статьи должно точно и коротко передавать содержание.

4. Детально история вопроса, как правило, излагаться не должна. Во введении нужно лишь дать краткую картину состояния вопроса к моменту сдачи статьи в печать.

5. Изложение желательно вести по следующим пунктам: 1. Введение. Постановка вопроса и его положение в литературе.— 2. Методика и материалы.— 3. Описание оригинальных наблюдений или опытов.— 4. Обсуждение полученных данных.— 5. Выводы, в виде отдельных, сжато изложенных параграфов.— 6. Список цитированной литературы.— 7. Резюме для перевода на иностранный язык.

6. Рукописи должны быть переписаны без помарок и исправлений на машинке на одной стороне листа (первый оттиск, а не после копировальной бумаги), на бумаге, допускающей правку чернилами, с двойным интервалом между строками и полями с левой стороны не менее 3 см, а с правой 1/2 см. Страницы рукописи должны быть перенумерованы. В заголовке статьи должно быть указано, откуда она исходит. К статье должен быть приложен точный адрес и имя и отчество автора.

7. Латинский текст среди русского вписывается или на машинке или от руки разборчивым (печатного типа) почерком.

8. Сокращения слов допускаются лишь такие, которые приняты в Большой и Малой советских энциклопедиях. Например, сокращения мер таковы: кг; г; мг; л; км; м; м^3; см^3; мм.

9. После переписки на машинке рукопись должна быть тщательно выверена автором и исправлена чернилами (не красными).

10. Цифровые материалы надо, по возможности, выносить в сводные таблицы. Таблицы печатаются на машинке на отдельных листах бумаги и размещаются после первого упоминания таблицы в тексте. Каждая таблица имеет свой порядковый номер и заглавие, указывающее на ее содержание. Сырой статистический материал не печатается.

11. Диаграммы не должны дублировать данных, приведенных в таблицах. Каждый рисунок должен быть подклеен на особый лист бумаги с полями, на которых должно быть обозначено: название журнала, автор, название статьи и номер рисунка. Надписи на рисунках должны быть сделаны крупно и четко в расчете на уменьшение при изготовлении клише.

12. Иллюстрации (диаграммы и фотографии) должны быть пригодны для непосредственного цинкографического воспроизведения (фотоконтрастные, чертежи — черной тушью пером, тени — при помощи точек или штрихов). Желательно, чтобы рисунки были на 1/3 больше, чем они должны быть в печати.

13. Объяснительные подписи ко всем рисункам должны быть на особом листе в порядке нумерации рисунков. Место рисунков в тексте указывается карандашом на полях рукописи.

14. Первое упоминание в тексте и таблицах названий вида животного приводится по-русски и по-латински. Например, водяной ослик (Asellus aquaticus L.). При дальнейших упоминаниях, если данный вид имеет русское название, приводится лишь русское название, если же русского названия нет, то первая буква рода и видовое название по-латински. Например, A. mellifera или A. m. ligustica (для подвидов):

15. Ссылки на литературу в тексте приводятся так: Северцов, 1914, или Браун (Brown), 1914. При первом упоминании иностранного автора в скобках приводится его фамилия в латинском написании, затем фамилия пишется по-русски.

16. Список литературы должен содержать лишь цитированные в статье работы русских и иностранных авторов, располагаемых в порядке русского алфавита (пример: автор, инициалы автора, название статьи, сокращенное название журнала, том, выпуск, страница; издательство или место издания, год).

17. Русский текст для резюме на иностранном языке (перевод делается в редакции) не должен превышать 1/5 текста всей статьи и должен по возможности снабжаться переводами специальных терминов и указанием, на какой иностранный язык автору желательно сделать перевод.

18. Без выполнения указанных условий рукописи к печати не принимаются.

19. Редакция Зоологического журнала оставляет за собой право производить сокращения и редакционные изменения рукописей.

20. Авторам предоставляется 25 оттисков их статей бесплатно.

21. Статьи и всю переписку следует посылать по адресу: Москва, ул. Герцена, д. № 6, Институт зоологии МГУ, редакции Зоологического журнала.